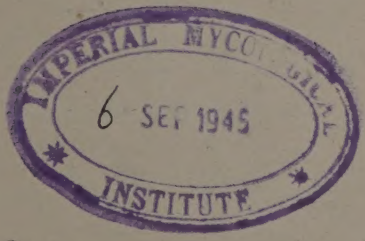
1945 № 1

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР

СЕРИЯ БИОЛОГИЧЕСКАЯ

BULLETIN DE L'ACADEMIE DES SCIENCES
DE L'UNION DES REPUBLIQUES SOVIETIQUES SOCIALISTES

SÉRIE BIOLOGIQUE



ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР
МОСКВА 1945

Известия Академии наук СССР, серия биологическая

Ответственные редакторы: академик В. Л. Комаров и академик Л. А. Орбели

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ

Акад. И. И. Шмальгаузен, чл.-корр. АН СССР Х. С. Коштоянц, чл.-корр. АН СССР Б. К. Шишкин, ст. научн. сотр. С. М. Дионесов, ст. научн. сотр. Н. И. Михельсон

СОДЕРЖАНИЕ

Стр.

А. Н. Промптов. Физиологический анализ инстинкта гнездостроения у птиц 1

А. А. Войткевич. Роль гормона щитовидной железы в процессах роста и дифференцировки *Phalacrocarax carbo* L. 27

Д. К. Третьяков. Классификация примитивных костистых рыб . . . 49

В. И. Олифан. Периодичность развития и критические стадии в раннем постэмбриональном онтогенезе севрюги 56

Л. В. Крушинский. Взаимоотношение между активно- и пассивно-оборонительными реакциями у собак 79

Д. М. Гусейнов. Новое фосфатно-органическое удобрение из отхода нефтяной промышленности — кислого гудрона и влияние его на урожай сельскохозяйственных культур 93

CONTENTS

Page

A. N. Promptov. Physiological analysis of the nestbuilding instinct in birds 1

A. A. Voitkevich. Role of the thyroid gland hormone in the processes of growth and differentiation in the *Phalacrocarax carbo* L. 27

D. K. Tretiakov. The classification of primitive *Teleostei* 49

V. I. Olifan. Periodicity in the development and critical stages of the early postembryonic ontogenesis of *Acipenser stellatus* 56

L. V. Krushinsky. Interrelation between the active and passive defense reactions in dogs 79

D. M. Gusseinov. New organic phosphate fertilizer from the waste product of the naphta industry 93

Printed in Soviet Union

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СОЮЗА ССР
BULLETIN DE L'ACADEMIE DES SCIENCES DE L'URSS
Отделение биологич. наук № 1, 1945 Classe des sciences biologiques

А. Н. ПРОМПТОВ

ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ИНСТИНКТА ГНЕЗДОСТРОЕНИЯ У ПТИЦ

(*Представлено академиком* Л. А. Орбели)

1. Введение

Проблема „инстинкта" — одна из труднейших в естествознании и если вспомнить, сколько сложных и жизненно-важных для особи и вида актов поведения характеризуют обычно названием „инстинктивных", то станет ясно, что все понимание биологии поведения животного в его природной среде, зависит от того, какое содержание вкладывается в это понятие „инстинкта". Но рассмотрение литературы вопроса обнаруживает такой разнобой мнений, взглядов, аргументов и определений, что приходится удивляться, насколько еще не изучена природа явлений, огульно именуемых „инстинктивными". Оставляя сейчас в стороне обзор исторического хода развития этого понятия, остановимся на нескольких наиболее распространенных определениях. Обычно „инстинктивные" действия характеризуют как целесообразные, но совершенно „безотчетные" не преднамеренные, но приводящие, в естественной обстановке, всегда к результату полезному не только для самой особи, но и для всего вида. Существенной чертой инстинктивных актов считается обычно также их прирожденный характер. Большой авторитет в области изучения инстинктов, Морган (1899), дал такое определение: „Инстинкты—прирожденные, приспособительные и координированные виды деятельности, относительно сложные и захватывающие поведение организма как целого. Они одинаково осуществляются всеми подобными членами одной и той же группы животных при определенных обстоятельствах". Целый ряд других авторов высказал очень сходные формулировки, но особую позицию занимал В. А. Вагнер (1913), в своих зоопсихологических исследованиях характеризовавший инстинкт в следующих выражениях: «Инстинктивная деятельность — не цепь автоматически совершающихся действий в наследственно-фиксированном порядке, а знание того, что нужно делать, причем знание это не приобретается особями на пути их онтогенетического развития, а получается наследственным порядком. И еще: „Инстинкты представляют собой унаследованное знание, характеризующееся, как и всякое знание, способностью предвидеть". Уже из этого, сугубо абстрактного определения, мы видим, насколько „зоопсихологическое крыло" исследователей данного вопроса далеко от постановки его на совершенно конкретную, материальную основу. Ведь в настоящее время, в результате замечательных достижений в изучении деятельности нервной системы школами И. П. Павлова, Л. А. Орбели, А. А. Ухтомского и ряда других исследователей, на основе данных о биологическом значении гуморальных факторов (Кэннон, 1927) и в связи с многочисленными, совершенно конкретными фактами

из области физиологической трансформации внешних влияний в организме (Иванова, 1936; Светозаров и Штрайх, 1940—1941) — совершенно ясно, что проблема „инстинктивного поведения" должна разрабатываться экспериментально в неразрывной связи с этими достижениями. Это — материальная база, без которой зоопсихологическое понятие „инстинкта" не может быть поднято на современную научную высоту, не может иметь методической рабочей ценности. Как пример определения понятия инстинкта на основе современных физиологических данных, приведем формулировку проф. Ю. П. Фролова (1925): „инстинктом мы должны называть те сложные врожденные координации или рефлексы животных, которые строго закономерны, имеют цепной характер и обеспечивают организму уравновешивание с окружающей средой... Такие рефлексы находятся в тесной зависимости от анатомического устройства центральной нервной системы и от изменений внутреннего химизма тела". Это — вполне конкретное определение, обоснованное экспериментальными данными, и может служить отправным положением в дальнейших исследованиях. В нем отмечается и существенная сторона инстинктивных актов — неразрывная связь с анатомо-морфологической структурой и физиологическими особенностями *организма как целого*, т. е. их конституциональная основа. Однако еще нельзя согласиться с положением о том, что инстинкты—это лишь врожденные координации или рефлексы. Ю. А. Васильев (1941), давая в общем сходную формулировку, и называя инстинкт комплексной безусловной реакцией, добавляет, что она тонко приспособлена к нормальным для вида экологическим условиям, и тем невольно подчеркивает противоречие в определении и важнейший момент в рассматриваемой проблеме: — вполне ли прирожденны те реакции, которые принято называть „инстинктивными"? Биология птиц очень богата актами поведения, которые обычно называются так, но в неразрывном взаимодействии с ними, даже в них самих, при внимательном подходе можно найти компоненты несомненно условно-рефлекторного характера — своеобразные, т. е. специфически-видовые, экологические и другие навыки и индивидуальные тонкие различия в поведении. Примеров этому известно столь много, что их излишне приводить (Промптов, 1937).

Анализ взаимодействия унаследованных и индивидуально-приобретенных факторов поведения в биологии птиц представляется совершенно необходимым, прежде чем определять рамки „инстинктивного акта". В настоящей работе мы этот вопрос далее рассматриваем подробнее, сейчас же предварительно лишь отметим, что в анализе физиологической сущности „инстинкта", кардинальным как раз и является распутывание взаимосвязей актов (и стимулов) конституционально-обусловленных, т. е. унаследованных, и актов осуществляющихся (и повторяющихся) в результате установления индивидуальных, т. е. условно-рефлекторных нервно-мышечных и других механизмов. Формы *координации* тех и других должны подлежать пристальному изучению, если мы хотим как-то „раскрыть" физиологически, т. е. объективно, понятие „инстинкта".

Загадочного, непонятного еще очень много. В настоящем сообщении мы делаем первую попытку анализа проблемы с новых позиций. Если не применять ничего не дающих определений, вроде „унаследованного знания" или общих терминов вроде „унаследованной формы деятельности", то можно двигаться вперед. Ниже мы и приводим некоторые экспериментальные данные и наблюдения, позволяющие обосновать общие положения, ценные для дальнейшей работы. Несколько слов о методике работы с птицами. Совершенно ясно, что чисто лабораторным методом изучение инстинктивной деятельности птиц проводиться не может, главным образом потому, что наиболее характерные биологические явления у птиц связаны с репродуктивным циклом, а этот цикл в лабораторных условиях не может осуществиться во всей его полноте и многообразии. Поэтому совершенно необходимо комбинирo-

вать лабораторные исследования с экспериментами и наблюдениями в естественной для птицы природной обстановке. Экспериментировать с птицами в природе можно очень широко, особенно в сезон размножения. Чрезвычайно важным моментом в работе по изучению поведения птиц является полное устранение у подопытного материала эмоции страха. Если это не достигнуто, то вся работа очень затрудняется и может даже привести к неверным выводам. Только с совершенно „ручными" птицами можно с пользой работать в лаборатории и лишь с „непуганными", и не слишком травмируя, успешно экспериментировать с ними в природе. В приводимом далее фактическом материале это постоянно учитывалось.

В настоящей работе рассматривается явление гнездостроения у птиц.[1] Мы выделили здесь его несколько искусственно из репродуктивного цикла во-первых, потому, что оно в природе развертывается вначале этого цикла и в нем наиболее ясно выступают новые черты поведения особи, приступающей к размножению, а во-вторых, — с целью на данном примере более отчетливо отметить и иллюстрировать физиологические моменты, общие для многих так называемых „инстинктивных", актов в нашей интерпретации.

2. Эксперименты и наблюдения

Многочисленными и весьма убедительными исследованиями ряда авторов (Иванова, 1935; Светозаров и Штрайх, 1940, 1941; Benoit, 1935; Bissonette, 1933, 1936; Rowan, 1936, 1938) установлена тесная зависимость начала и течения репродуктивного цикла птиц от светового режима. И в природе нарастание длительности дневного освещения в весеннее время приводит к активации половых желез гонадотропными гормонами гипофиза, стимулируемого светом нервным путем через глаз (те же авторы и Эскин, 1941). В неразрывной связи с изменением эндокринного баланса и активацией половых желез происходит у птиц изменение поведения, появляются первые предвестники гнездовых „инстинктов", развертывается далее вся их специфика.

Однако не только световой режим стимулирует гнездовый цикл. Создавая в искусственных условиях для самки обстановку, напоминающую (хотя бы и отдаленно) „гнездовый ландшафт", можно ускорить начало спаривания и гнездостроения (Гексли 1940; Машковцев, 1940) и, наоборот, устраняя эти факторы, главным образом изоляцией, нетрудно совершенно затормозить гнездование. В наших ранних опытах с размножением диких самок различных вьюрков (напр. чижей), а также канареек для целей гибридизации (Промптов, 1928, 1936) в различные сезоны по техническим причинам приходилось начинать скрещивание то раньше, то позднее (в мае, июне и даже июле). И достаточно было уже физиологически несколько подготовленную самку, например чижа, пустить в вольер с еловыми ветвями, среди которых в природе помещается гнездо этих птичек, дать обильный строительный материал (мох, волос, перья) подсадить активного самца, чтобы уже через несколько суток получить полное развертывание гнездостроения, а затем и откладку яиц. Аналогичные опыты с искусственной ранней стимуляцией проведены недавно Е. Ф. Поликарповой (1941); в литературе по изучению факторов репродуктивного цикла имеются и другие указания на влияние обстановки, гнездового материала и самца на проявление половой активности самок (Гексли, 1940).

Все эти данные представляют непосредственный интерес в связи с проблемой инстинктивной деятельности. Инстинктивные акты, всегда окрашенные эмоционально, находятся в теснейшей зависимости от нейрогуморального

[1] На примерах из отряда *Passeres*, в котором это явление достигает наибольшей сложности.

баланса организма (исследования Кэннона и ряда других авторов), от сезонных изменений в эндокринной системе. С полным основанием можно предполагать, что эти внутренние факторы, наряду с внешними, оказывают влияние и на развитие, и на течение инстинктивного акта у особи, обусловливая те индивидуальные различия и колебания, которые наблюдаются и в природе и в лаборатории. Наши опыты с гнездованием в искусственных условиях канареек (*Fringilla canaria* L.) и самок других воробьиных птиц в разные сроки весны и лета, с разными самцами и в различные годы, ясно показывают зависимость интенсивности гнездостроения от физиологического состояния самки, влияние активности самца и повторности размножения в сезоне. На этих чисто статистических данных мы остановимся прежде всего. В табл. 1 приведены сроки длительности гнездостроения у некоторого числа пар с нормальными взаимоотношениями самца и самки и бывших в хорошем физиологическом состоянии. Началом опыта считался момент посадки птиц в вольер с гнездовой обстановкой. Концом гнездостроения считался день откладки первого яйца в готовое гнездо. Из таблицы мы видим насколько быстро (в несколько дней), и даже без особых колебаний по летним месяцам, проходит гнездостроение в нормальных условиях (оно несколько затягивается лишь в очень ранние месяцы весны). Даже гибридизация, т. е. взаимоотношения с самцом другого вида, не нарушает напряжения гнездостроительного инстинкта (ср. вертикальные столбцы табл. 1), если самка достаточно стимулируется.

Таблица 1

№ п/п.	Пары чижей		Самки-канарейки с самцами-чижами			Самки-канарейки с самцами-гибридами чижа и канарейки			
	месяц опыта	длит. постр. гнезда в днях	♀♀	месяц опыта	длит. постр. гнезда в днях	♀♀	♂♂	месяц опыта	длит. постр. гнезда в днях
1	VI	4	B	IV	5	B	№ 6	IV	6
2	V	6	B	VI	4	C	№ 3	IV	4
3	V	7	B	VII	7	C	№ 3	VI	5
4	V	4	D	V	6	C	№ 10	IV	5
5	VI	7	E	V	5	C	№ 10	IV	4
6	V	4	H	IV	5	D	№ 6	IV	4
7	VI	3	903	V	5	D	№ 6	IV	6
8	VI	5	903	V	5	D	№ 6	V	4
9	VI	3	903	V	7	D	№ 10	VI	4
10	VI	4	903	VII	4	D	№ 6	V	6
11	V	5	б/№	V	3	E	№ 3	V	4
12	V	6	б/№	VI	3	E	№ 3	VI	5
13	VI	5	б/№	VI	3	H	№ 10	IV	5
14	VII	6	905	VI	6	H	№ 6	V	5
15	VI	4	пестр.	IV	5	H	№ 59	IV	6
16	VI	4	пестр.	IV	5	H	№ 59	V	7
17	V	5	пестр.	V	5	H	№ 59	VI	4
18	VI	4	пестр.	VI	6	902	№ 10	IV	6
19	VI	3	K	V	5	902	№ 19	V	5
20	VII	5	O	V	4	903	№ 10	IV	6

Совсем иная картина получается в тех случаях, когда самка, по тем или иным причинам, не может развернуть активности гнездостроения. При наличии необходимой гнездовой обстановки это бывает главным образом вследствие недостаточно половой активности самца (ранний сезон, ожирение и пр.) или других особенностей его поведения (в экспериментальных условиях, напр., вследствие принадлежности его к другому виду или же гибридной природы). Табл. 2 показывает насколько в таких случаях гнездостроение растягивается (самки те же, что и в табл. 1).

Таблица 2

Самки	Самцы	Месяц опыта	Длительность построения гнезда в днях	Примечания
Канарейка С	Гибрид № 3 чиж × канарейка	IV	17	Падения активности
Канарейка С	Гибрид № 19 чиж × канарейка	IV	11	Несколько раз разрушено
Канарейка Е	Гибрид № 3 чиж × канарейка	III—IV	12	
Канарейка З	Гибрид № 46 чиж × канарейка	IV	12	
Канарейка З	Гибрид № 46 чиж × канарейка	V	10	
Канарейка А	Гибрид щегол × канарейка	IV	12	Эта же самка с самцом-канарейкой строила 5 и 7 дней
Канарейка А	Щегол	V	10	
Канарейка 903	Чиж	IV	17	
Канарейка М	Канарейка	I	18	См. ниже текст
Зяблик	Канарейка	VI	15	
Чижовка	Чиж	V	14	

Затяжка постройки гнезда выражается главным образом в падении у самки активности гнездостроения, причем в такие периоды затухания строительного инстинкта или торможения его, напр. ссорами, гнездо неоднократно разрушается и вся работа через некоторый промежуток времени начинается сначала. У некоторых пар дальше этого дело не идет. Но если постепенно равновесие во взаимоотношениях самца и самки все же, так или иначе, устанавливается, то гнездо бывает закончено, кладка начата и далее все может пройти успешно. В таких случаях следующий гнездовый цикл данного сезона у пары проходит уже вполне нормально, в частности и в отношении сроков гнездостроения. Мы приводим табл. 3, некоторые примеры которой (1, 3, 5, 8, 10) могут иллюстрировать сказанное.

Вообще можно отметить, что при повторном гнездовании самки с тем же („привычным") самцом, гнездостроение развертывается лучше, оплодотворение и весь цикл размножения проходят более успешно. В некоторых случаях это выступает очень отчетливо. Приведем лишь два примера (табл. 4—5). В первом случае (табл. 4) самка-канарейка гнездилась с чижом, причем пара подобралась удачно и были получены гибриды. На следующий же год эта самка была посажена с чижиным гибридом № 46, с очень беспокойным темпераментом. Гнездование было неудачно, самка едва выстроила гнездо. Яйца оказались не оплодотворены. На другой год это скрещивание было возобновлено и также неудачно. Гнездо строилось с трудом и дважды кладка оказывалась неоплодотворенной. Когда выяснилось,

Таблица 3

№№ п/п.	Самки	Самцы	Месяц и длительность гнездостроения в днях		
			I гнездо	II гнездо	III гнездо
1	A	Гибрид Щегол × канарейка	VI 12	IV 5	
2	B	Чиж	IV 5	VII 7	
3	C	Гибрид № 3 Чиж × канарейка	IV 17	VI 5	
4	D	Гибрид № 6 Чиж × канарейка	IV 4	V 4	
5	E	Гибрид № 3 Чиж × канарейка	III—IV 12	V 5	VI 8
6	G	Гибрид Щегол × канарейка	IV 8	V 7	
7	H	Гибрид № 6 Чиж × канарейка	IV 8	V 5	
8	902	Гибрид № 19 Чиж × канарейка	IV 10	V 6	VI 31!
9	903	Чиж	V 7	VII 4	
10	0	Чиж	IV 10	V 4	

Таблица 4

Самка	Самцы (последовательно)	Месяц опыта	Длит. постр. гнезда в днях
Канарейка	Чиж	V	3
3	Чиж	VI	3
	Гибрид № 46 Чиж × канарейка	IV	12
	Гибрид № 46 Чиж × канарейка	V	10
	Гибрид № 46 Чиж × канарейка	V	8
	Чиж	VI	3!

Таблица 5

Самка	Самцы (последовательно)	Месяц опыта	Длит. постр. гнезда в днях	Примечания
Канарейка С	Гибрид № 10 Чиж × канарейка	VI	5	Гибрид № 10 желтый
	Гибрид № 10 Чиж × канарейка	IV	5	
	Гибрид № 19 Чиж × канарейка	IV	11!	Гибрид № 19 зеленый
	Гибрид № 10 Чиж × канарейка	IV	4!	

что гибрид № 46 бесплоден (Промптов, 1936), то в это же лето, уже в июне, самка была скрещена снова с тем же чижом, с которым она вывела гибридов два года назад.

При этом поведение ее резко изменилось. Уже через три дня (!) после спуска было готово хорошее гнездо, началась кладка, насиживание, и снова были получены гибриды. Другой приведенный здесь пример (табл. 5) интересен тем, что заставляет предполагать влияние окраски смененного самца на отношение и поведение самки. Желтая канарейка С два года подряд успешно гнездилась с желтым же гибридом чижа и канарейки (№ 10). На третий год эта самка была скрещена с зеленым гибридом № 19 и поведение ее резко изменилось. С трудом она выстроила плохое гнездо, яйца оказались неоплодотворенными. На следующий, четвертый год эта самка, снова со своим старым желтым самцом (№ 10), уже в четыре дня сделала хорошее гнездо и затем вывела в нем птенцов. Подобные примеры можно было бы умножить. Они ясно показывают, какое большое значение для размножения и, в частности, для гнездостроения, имеют тончайшие взаимоотношения партнеров, гнездовая обстановка и т. п. биологические факторы. В своей совокупности данные, приведенные в табл. 1—5, свидетельствуют о том, что специфическая активность гнездостроения осуществляется и протекает биологически нормально (т. е. приводит к завершению постройки) лишь при определенном физиологическом состоянии самки, зависящем от целого комплекса внешних и внутренних факторов.

Перейдем теперь к рассмотрению вопроса о самом характере гнездостроительной активности. Приведем сначала описание постройки гнезда канарейками и чижами в нормальных лабораторных условиях. Описание дается на основании наблюдений над многими десятками самок втечение более 25 сезонов работы (1914—1943 гг.).

Активная реакция на любой строительный материал (паклю, нитки, вату, перья, волос) у самок обнаруживается довольно рано, обычно уже в январе. Но подхватив в клюв вату или перо и попрыгав с ними немного, самка бросает их и, почистив клюв, оставляет без внимания на некоторое время, чтобы затем проделать снова то же самое. Такие вспышки активности повторяются все чаще, в общих вольерах вызывают даже ссоры самок, но еще не приводят к постройке. Качественно новым моментом в поведении самки оказывается двигательное возбуждение, которое у нее проявляется позднее при даче строительного материала. На этой фазе развития активности, самка с материалом в клюве начинает метаться по вольеру, как бы разыскивая место, куда сложить свою ношу. Иррадиация возбуждения при этом бывает уже настолько высока, что самка иногда даже громко кричит, начинает ссориться с соседками и не сразу успокаивается и после утери своей находки. В это время среди самок начинаются ссоры—предвестие сезонной половой активности и разбивки на пары. В таком состоянии самка может быть посажена с самцом. Встреча нередко (и даже обычно) сопровождается дракой, так как самец возбуждается, начинает петь и преследовать самку а та, не имея еще эструса, оказывает сопротивление на основе реакции самосохранения. Но после нескольких ссор, взаимоотношения партнеров сглаживаются и далее пение и ухаживание самца начинают стимулировать самку в сексуальном отношении. Если в вольере уже имеется строительный материал, то можно наблюдать, как буквально с каждым часом растет активность самки и начинается гнездостроение. Это „стремление“ настолько сильно, что, например, при отсутствии строительного материала, самка захватывает клювом перья на своей груди или на боку и в таком положении, пригнув клюв, прыгает и порхает, „нося“ свои перья как строительный материал.

Для гнездования канареек в клетки и вольеры обычно помещаются искусственные, сделанные из шпагата, чашкообразные основания для гнезда. Этим самке очень облегчается постройка, но ее ход, конечно, искажается

по сравнению с гнездостроением в природных условиях. Нами были проведены опыты расстановки в вольере естественных прутяных развилок и оказалось, что канарейки, размножающиеся в неволе уже несколько сотен лет (Промптов, 1928; Bolle, 1858) неспособны самостоятельно сделать в такой развилке достаточно прочную чашку гнезда. Им уже совершенно необходима для постройки искусственная веревочная основа. Если в вольере помещены две таких основы в разных углах, то при начале гнездостроения можно видеть, что самка еще не фиксирует место будущего гнезда: она залетает со строительным материалом то к одной основе, то к другой, или же переносит его из одного места в другое. Лишь постепенно „облюбовывается" одно место и далее полет к нему со строительным материалом становится все увереннее и чаще (образуется навык). Совершенно ясно можно видеть что общая положительная реакция на любой строительный материал (схватывание клювом) при начале постройки сменяется явно избирательной: на дне вольера самка выбирает более грубые стебельки, волокна мочалы, куски растрепанного шпагата и т. п. и, захватив в клюв как можно больше, летит к гнезду. Сложив принесенное в чашку гнезда, самка садится на нее и, прижимаясь грудкой и шеей к краям, в несколько приемов поворачивается кругом, как бы формуя своим телом ямку гнезда. Ее ноги при этом характерном движении служат как бы одной стороной циркуля, а головка и клюв — другой. При поворачивании в гнезде постепенно образуется правильное округлое углубление. Однако некоторые самки так энергично вертятся в гнезде при постройке, что почти весь строительный материал смещается к стенкам, а дно обнажается. Лишь последующая выстилка его мягким материалом несколько исправляет дело. Все же, наиболее частым дефектом в гнездах канареек бывает слабое дно.

Такое комбинированное движение самки в гнезде мы будем далее называть „формовкой". Оно очень характерно и стереотипно не только в индивидуальном смысле, так как совершенно сходно осуществляется у многих воробьиных птиц и у ряда видов других отрядов. Оно довольно быстротечно (длится несколько секунд), но многократно повторяется при поворотах птицы в гнезде и является сложной координацией движений, так как при этом птица ножками упирается в дно гнезда, давит грудкой и шеей на его стенку, слегка распускает крылья и хвост, прикрывая ими края, прижимает края гнезда также горлом и шеей. Все тело птицы при этом находится в согласованном напряжении и во время постройки гнезда такая комбинация согласованной работы нескольких систем мышц повторяется периодически сотни раз в день. Гнездо растет, стенки и дно его плотнеют, торчащие кончики материала подвертываются клювом, увеличивая прочность. И параллельно с ходом постройки обнаруживается специальный „интерес" самки уже к более мягкому материалу, идущему на выстилку внутренней стороны гнезда. Из общей массы выбираются перышки, вата, корпия, тонкие лоскуточки и т. п. Если самке не давать мягкого материала, а затем показать ей издали перо или клочок ваты, то она приходит в возбуждение, начинает кричать, прыгает на стенки вольера, пытаясь достать, и успокаивается лишь заполучив их в клюв. Принеся вату или перо, самка садится на край гнезда, нагибается глубоко внутрь, кладет туда перо и уже затем соскакивает на него и начинает формовать. Во время формовки она не раз приподнимается на ногах и, нагибая голову внутрь гнезда, поправляет там клювом и укладывает на дне мягкую выстилку. В результате такой работы, все перья выстилки располагаются изгибом и очинами наиболее удобно и гладко. Когда укладывается вся выстилка гнезда, самка начинает задерживаться в нем после каждого прилета, затихать. Это уже указывает на приближение откладки яйца.

Такова, вкратце, картина гнездостроения у канарейки. Описанная выше „формовка" гнезда телом очень стереотипна, в ходе же постройки наблю-

даются разнообразные индивидуальные колебания. Так, например, некоторые, особенно молодые самки, прилетая к гнезду со строительным материалом, не садятся внутрь и не укладывают его каждый раз, а лишь бросают сверху. Набросав целую кучку за несколько приносов, самка, наконец, садится сверху, прижимает ее и начинает формовать. Более успешно и аккуратно идет постройка в том случае, если самка садится в гнездо с каждой принесенной ношей. Тогда она формует чашку гнезда чаще. Заметно варьирует работа клювом. Одни самки сравнительно мало употребляют его, больше уминая края гнезда грудью и шеей, чем подвертывая (клювом) выступающие неровности. У таких строительниц гнезда получаются грубее, больше по объему, рыхлее. Другие постоянно дополняют свои движения — формовку, прижимания — мельчайшими манипуляциями клюва направо и налево и приходится удивляться тому „вниманию" (иначе трудно назвать!), с каким самка следит за своей работой, за устранением каждого торчащего конца или сглаживанием неровного места. У таких самок получаются отличные и глубокие гнезда, не уступающие по прочности природным гнездам некоторых близких канарейкам диких вьюрков.

Самцы канареек гнезд не строят. В период гнездостроения они обычно прилежно носят в клюве строительный материал, но отдают его самке или бросают. Залезая в строящееся гнездо, самец иногда вытаскивает оттуда материал и даже разрушает гнездо. Но половая реакция самца часто вызывается видом самки, сидящей в гнезде.

Многократно и втечение ряда лет мы проводили опыты и наблюдения так же по гнездостроению у самок чижа — чижовок (*Spinus spinus* L.). Эти птички довольно легко размножаются в вольерах при условии создания некоторого подобия природной обстановки: необходимо присутствие густых еловых ветвей, среди которых обычно и устраивается гнездо (в природе — на высоких елях). Главным строительным материалом являются тонкие хвойные прутики, мох и его корешки (ризоиды), а выстилка производится перьями, растительным пухом и отчасти волосом. В вольерах самки устраивали гнезда и без искусственной чашки, но все же явно ее предпочитали. Фиксация окончательного места гнезда происходила легче и быстрее при помещении среди ветвей веревочной основы.

При начале постройки самка из разнообразного строительного материала также выбирает тонкие еловые прутики (иногда даже огламывает, отщипывает их с концов большой ветки) и сносит в место будущего гнезда. Сначала это — кучка беспорядочно лежащих и слабо держащихся веточек. Но когда приносится мох (главным образом *Hylocomium*), лишайники, то вследствие бесчисленных мест сцепления веточек мха с шероховатой поверхностью сухих еловых прутиков, получается плотная кучка, которую чижовка формует совершенно такими же движениями, как и канарейка, в круглую чашечку гнезда. Подчеркнем, что характерные движения формовки у чижовок появляются не с самого начала постройки гнезда. Но при формовке чижовки работают энергичнее канареек, постоянно и очень тонко орудуют клювом в стенках гнезда, перепутывая и переплетая мох с прутиками. В результате нескольких дней постройки получается плотное и глубокое гнездышко, с обильной мягкой выстилкой. Размеры гнезд чижовок, соответственно величине птичек, меньше, чем у канареек. Вообще следует отметить, что размеры гнезда (его внутренний диаметр) регулируются автоматически — вращением самки во время формовки.

Для выяснения вопроса о том, как же начинается постройка гнезда и укрепление его первого материала в природных условиях, например при более трудном устройстве гнезда в развилке ветвей, нами были проведены специальные наблюдения над гнездостроением у славок. (*Sylvia borin* Bodd. и *Sylviaatricapilla* L.) Популяция этих птичек в несколько десятков пар ежегодно гнездится в парке Института в Колтушах. Гнезда поме-

щаются обычно не высоко (1—2), в довольно разнообразных развилках (рис. 3) черемухи, бузины и других полукустарников паркового подседа. Под постоянным наблюдением (3—4 раза в день) во время постройки было несколько самок. Кроме того, обследовалась серия гнезд на разных стадиях постройки и несколько готовых гнезд были разобраны для дополнительного изучения расположения строительного материала.

Нас интересовали прежде всего те двигательные координации, которые необходимы птице для укрепления на развилке первого строительного материала и для дальнейшего сооружения характерной формы гнезда. Геометрическое разнообразие каркаса для будущей постройки (рис. 3) заставляло предполагать существование довольно большой пластичности строительных движений, приспосабливание к конкретным условиям каждой данной постройки. Можно было предполагать, что изучение движений при гнездостроении ближе подведет к вопросу о физиологической природе этого явления. И действительно, детальные наблюдения над этими славками (очень затрудненные в природных условиях), несмотря на свою незаконченность, уже дали интересный материал. Приводим вкратце самое существенное.

Рис. 1. № 23. Тип *II*. *a* — каркасные ветви; *b* — паутинный скреп.

Прежде всего оказалось совершенно ясным, что движения самки на каркасной развилке при укреплении первых „балок" сооружения — не специфичны. Это не специально гнездостроительные акты, а просто разнообразнейшие, приспособительные к обстоятельствам, движения самых различных мышечных групп и сочетаний, подобные ежесекундно совершаемым птичкой в ее повседневной жизни, когда она лазает в ветвях кустарника, например, в поисках пищи. Прилетев на гнездовую развилку с прутиком или стебельком в клюве, самка прицепляется к ней во всевозможных позах: прямо, боком, иногда очень широко расставив ножки, и после такой эквилибристики, наконец, приспосабливает прутик так, что он остается в развилке. Если же он падает на землю, то самка стремительно бросается его поднять, находит, и снова тащит к постройке. В каждый приход позы птички различны (следовательно — мускулатура работает не стереотипно). Когда в развилке лежат и еле держатся несколько еловых или других прутиков, самка-черноголовка прилетает с паутиной в клюве и прикрепляет ею прутики к каркасной развилке в нескольких местах так, что получается висячий „гамачёк" (рис. 1). Он довольно прочен, так как шероховатые еловые прутики хорошо сцепляются (точно склеиваются) паутиной. К сожалению, в природных условиях (т. е. при пугливости птицы и наблюдениях лишь на известном расстоянии в бинокль) пока не удалось проследить в деталях подвеску гамачка на паутинных скрепах. В этом отношении были бы ценны лабораторные опыты. Но можно было

видеть, как самка, держась иногда ножками на двух разных каркасных прутьях, нагибается всем телом вниз и довольно долго работает клювом, подтягивая и укладывая полуповисшие прутики, а затем усиленно чистит клюв, очевидно освобождая его от остатков пристающей паутины.

Кроме еловых прутиков, в этой стадии постройки приносятся и сухие травяные стебли, иногда довольно длинные. Они подбираются, укладываются в гамачке как придется, сцепляясь и отчасти перепутываясь с прутиками и паутиной у каркасных ветвей. Паутина добавляется все время, так что ее сероватые вздутия на развилке заметны даже издали (рис. 1.) Подчеркнем, что втечение этой фазы постройки у самки незаметно никакой стереотипии в моторике. В каждый прилет она приспосабливается к обстоятельствам — кладет прутики и стебли с разных сторон, нагибается под гамачёк по-разному, прихватывает клювом прутики тоже со всех сторон и разнообразие ее движений было даже трудно регистрировать.

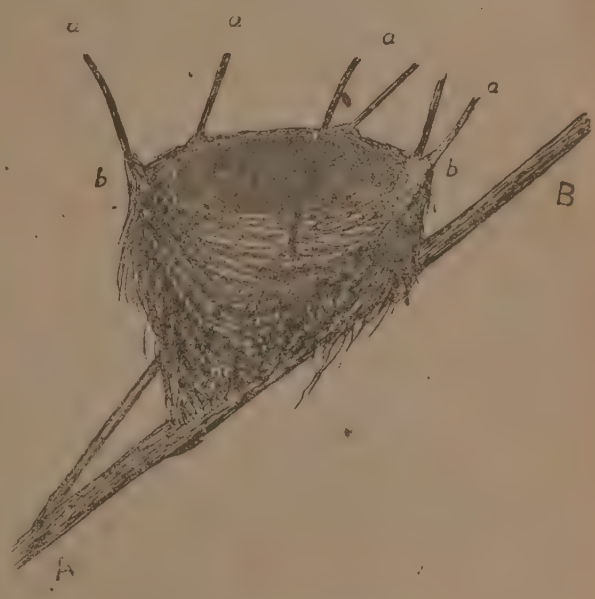


Рис. 2. № 14. Тип. *I*. *a* — каркасные ветви; *b* — паутинный скреп; *A* — *B* — главная ось.

Но вот гамачёк становится более плотным, самка может сесть посредине — он уже выдерживает ее тяжесть. И мы замечаем у нее качественно-новое движение, — двигательный комплекс, который начинает шаблонно повторяться при каждом прилете в гнездо. Это — „формовка" гнезда, описанная выше у канареек. Она совершенно такая же. Так же самка, точно судорожно, прижимается грудкой и горлом к краям гнезда, слегка раздвигает крылья, распускает хвост и затем в несколько приемов поворачивается как на ножке циркуля. В перерывах между прижиманиями работает клювом, подвертывая и выравнивая округляющиеся борта гнезда. Гамачёк на паутинных скрепах пружинит, но постепенно оседает в развилку, прутики от давления перемещаются, сухие стебельки завертываются в окружающие стенки и от многократных повертываний птички при формовке, гнездо начинает приобретать чашкообразную округлую форму. Прилетая с новым строительным материалом самка уже вскакивает сразу внутрь и укладывает его к стенкам. В это время еловые прутики уже не привлекают самку, а сухие стебельки, она начинает приносить заметно более тонкие, прижимает их грудкой внутри гнезда и вплетает концы в стенку. Так формируется внутренняя часть гнезда. Но это еще не выстилка. Для выстилки отыскиваются тончайшие стебельки, корешки и волос. Конский волос оказывался почти во всех изучавшихся гнездах, хотя в парке и рядом с ним не было ни одной лошади! Некоторые гнезда (не все) после окончания постройки опутывались снаружи тонкой сеткой паутины, особенно в местах связи гнезда с ветвями развилки (рис. 2). Такие гнезда выглядели более „гладкими" и были несомненно прочнее.

Вариация постройки выражалась, главным образом, в количестве строительного материала. Одни гнезда были маленькие, с сильно просвечивающим дном, другие — вдвое крупнее, вследствие объемистого основания из беспорядочной кучи строительного материала. В этих случаях было очевидно, что самка долго не могла укрепить основу для начала формовки. Однако детальные причины такой индивидуальной вариации остаются, при наблюдениях в природе, совершенно не выясненными. Темп гнездостроения у разных самок был очень различен и отношение их к наблюдателю также. Одни так „увлекались" постройкой, что к ним можно было подкрасться на несколько метров. У таких стройка шла быстро. Другие же были настолько осторожны, что даже бросали начатое гнездо после первого же его осмотра. Были и такие,

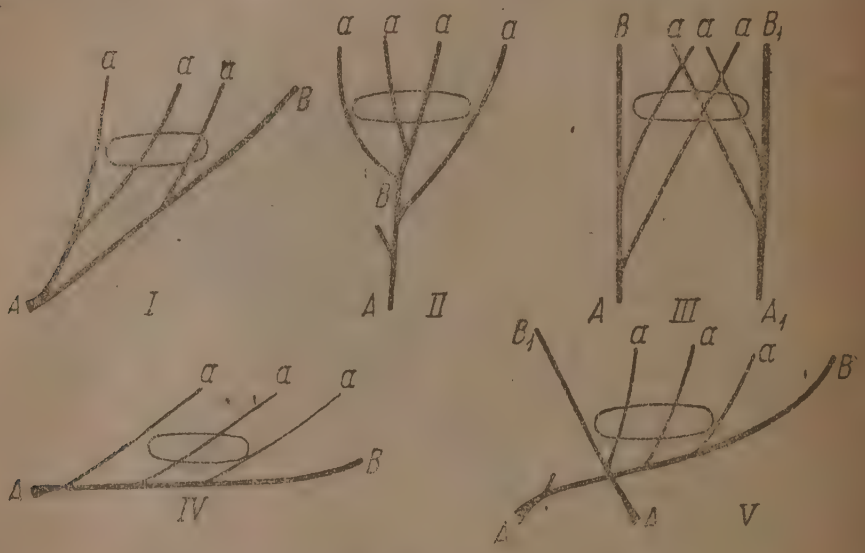


Рис. 3. *a* — каркасные ветви; *A* — *B* — главная ось.

которые строили только в мое отсутствие и о том, что гнездо не брошено, можно было судить лишь по проделанной за день работе. Но у всех самок, которых удавалось наблюдать за работой, разнообразные, не специфические движения при начале постройки, сменялись стереотипом формовки, когда появлялась масса строительного материала, достаточная для осуществления этого характерного движения.

Мы не можем утверждать, что самцы садовой славки[1] не принимают участия в гнездостроении, так как иногда спугивали их со строящихся гнезд. Но движений их на постройке наблюдать не приходилось, так что едва ли это участие существенно. Вообще у большинства видов воробьиных птиц самцы проявляют лишь начальную реакцию на строительный материал и неспособны закономерно носить его в гнездо. Но у некоторых птиц (напр. у крапивников) самцы могут строить настоящие, так называемые „холостые" гнезда, биологическое значение которых еще не вполне ясно. Нам экспериментально ни разу не удавалось получить настоящее гнездостроение и реакцию формовки у самцов.

Как же самка строит гнездо впервые в своей жизни? Вот основной вопрос, возникающий при анализе поведения птицы во время гнездостроения. Для освещения его необходимо вернуться к лабораторным опытам.

[1] У этого вида нет полового диморфизма.

В разгар гнездостроения поведение самки настолько „целеустремленно", она настолько захвачена постройкой, что у нее даже задерживаются другие реакции — например осторожность, стремление к любимой пище и т. п. Но наряду с этой, как бы односторонней „одержимостью", самка проявляет кипучую деятельность. Все ее органы чувств напряженно работают, она издали замечает, даже разыскивает, пригодный строительный материал, летает за ним и уносит в гнездо. Все ее движения в гнезде опять-таки совершаются в строгом соответствии с непрерывным потоком внешних раздражений. Здесь особо важное значение имеют очевидно двигательные раздражения — при формовке гнезда, и зрительные — при поправке торчащих концов, облицовке, выстилке и т. п. Это обострение работы всех анализаторов, постоянное коррегирование поведения их сигналами и „целеустремленность" (связность) всего поведения — самые характерные черты строящей самки.

Но самка не „учится" строить свое первое гнездо. Молодые канарейки (с годовалого возраста) строят гнезда так же, как это было описано выше. Гнезда большею частью получаются хуже, рыхлее (иногда приходилось после, для успешного насиживания, „помогать" самке, например добавлять на дырявое дно мягкой подстилки и т. п.), но поведение самок таково, что не зная „паспорта" птицы, наблюдатель не мог бы решить, впервые строит она гнездо, или уже гнездилась несколько раз. Особенно стереотипно, как бы рефлекторно, происходит формовка. Единственно, что можно отметить, как некоторое отличие поведения молодых самок — это способ приноса материала в гнездо: набрасывание туда нескольких порций и уже затем формовка.

Гнездившаяся под специальным наблюдением годовалая самочка чижа (выведшаяся у нас же), быстро свила хорошее плотное гнездо, неотличимое от гнезд старых чижовок, гнездившихся в лаборатории.

Приведем еще два примера из опытов с птицами, более далекими от рассматриваемых вьюрков и гнездящимися на земле. Выкормленная с птенца самочка лугового конька (*Anthus pratensis* L.) была в годовалом возрасте скрещена (1942 г.) с самцом лесного конька (*Anthus trivialis* L.), ее же возраста. Парочка была помещена в большой вольер, на дне которого устроено подобие естественной гнездовой стации луговых коньков — положены травянистые дерновины и пышные кочки, с углублениями между ними. Вскоре же самец стал ухаживать, а самка начала собирать строительный материал: сухие травинки, стебли злаков. Началась бесконечная беготня по вольеру с материалом в клюве и попытки мостить гнездо в самых различных местах. Залезая под край кочки, самочка присаживалась там, подминала под себя принесенный материал и начинала вертеться, с движениями, типичными для формовки. Через несколько дней все же было фиксировано одно определенное место, под самой пышной кочкой, куда затем и носился строительный материал. После двух-трех дней постройки, было готово типичное гнездо лугового конька — из травяных стеблей. Характерно: самке предлагались перья и вата для выстилки — материал не свойственный этому виду (гнезда выстилаются волосом) и самка на них не реагировала.

Второй пример относится к полевому жаворонку (*Alauda arvensis* L.) Летом 1942 г. в лаборатории были выкормлены с маленьких птенцов два жаворонка, брат и сестра. На следующий год, летом 1943 г., т. е. в годовалом возрасте, они гнездились. В вольере также была создана „природная обстановка". Первая активность самки проявилась в том, что она стала в различных укромных местах (под кочками) присаживаться и делать углубления, вертясь как при постройке гнезда. Это предшествовало собиранию материала. Первоначально также было несколько мест, вызвавших гнездостроительную реакцию, но затем осталось одно, куда самка начала носить стебельки. Формуя чашку гнезда под кочкой, самка глубоко вкапывалась в землю и даже выносила в клюве и бросала кусочки земли. Любопытно поведение самца, который

гонял самку к гнезду, когда она с него сходила. После трехдневной постройки гнездо было готово. Насколько позволил материал в искусственных условиях — это было нормальное гнездо жаворонка. Далее началась овуляция, и затем насиживание.

Приведенных данных, как будто, достаточно для вывода о том, что в гнездостроении птиц основным фактором все же является какая-то „прирожденная способность". Но мы только что выше отметили несомненное и ярко бросающееся в глаза участие в гнездостроительной активности условнорефлекторных процессов. Каковы же взаимоотношения тех и других? Прежде чем перейти к обсуждению этого важнейшего вопроса, необходимо изложить еще некоторый материал. „Напряженная целеустремленность" самки во время витья гнезда бросается в глаза и определяет все ее поведение. Нам в общих чертах известна гуморально-эндокринная основа этого „импульса". Но инъекция соответствующего гормона самке, находящейся в зимнем покое, с целью получить у нее „гнездовое" поведение, неизбежно связана с эндокринным разладом, а у мелких птиц и с сильной травмой, нарушающей всю их биологию, даже в спокойных лабораторных условиях. Легче и вернее экспериментировать иначе: искусственной световой стимуляцией (Светозаров и Штрайх) активировать гонады в зимнее время и проследить особенности гнездостроения у таких самок, находящихся в активном, но все же физиологически ином состоянии чем летом, в нормальный сезон размножения. Такие, пока рекогносцировочные опыты были проведены в январе — феврале 1944 г. и оправдали себя. Для иллюстрации приводим наблюдения над одной подопытной парой канареек.

Самец и самка старые. Предыдущим летом гнездились совместно трижды и дружно выкормили птенцов. Гнездостроение самки было тогда подробно изучено. Она каждый раз строила отличные, прочные гнезда, быстро и напряженно работала. С каждым приносом строительного материала, она садилась в гнездо, формовала его и тщательно укладывала клювом принесенное. Самец ретиво носил строительный материал, кормил самку при насиживании и птенцов с их вылупления и до самостоятельности.

С первого января 1944 г. эта пара была посажена вместе в вольер с веревочной гнездовой основой. Был дан обильный и разнообразный строительный материал и птицы стали получать вечерами (с сумерек) дополнительное освещение электрической лампой в 40 W, с прибавкой длительности ежедневно на 10 минут, пока не было достигнуто время освещения до 8 ч. вечера. Склонность к гнездованию обнаружилась сначала у самца, причем на вспышки соответствующего поведения явно влиял электрический свет. Самец стал кормить самку, пение его приобрело возбужденный характер и стало переходить в преследование самки. Иногда он долго носил в клюве вату или перо. 12 января самка также впервые носила строительный материал. Самец при этом ее гонял по вольеру. 13 января (прибавка освещения достигла двух часов) самка с утра садится в гнездовую основу и делает в ней характерные движения формовки, но материала в него не носит(!). Периодически приходит в возбуждение, мечется по клетке с криком и иногда захватывает клювом перья на груди. Самец носит по вольеру вату, перья, гоняет самку. Когда та садится на гнездо — подлетает и кормит ее. Не спариваются. До 23 января самка вяло строила гнездо, принося материал, но почти не укладывая его в основе, так что отдельные более длинные соломины и другие волокна торчали во все стороны и свешивались вниз. Первое спаривание замечено 23 января, но самец еще недостаточно активен. 25 января самка строит порывами. Собрав материал, часто бросает его или теряет, не донося до гнезда. В гнезде работает вяло — сядет, проделает характерные движения формовки и вылетает, выдергивая иногда вместе с собой часть принесенного. 27 — 28 января все гнездо разрушено и вытащено. Строит и вытаскивает (несколько раз). Совершенно иное поведение, чем летом. Точно другая самка!

30 января снесено первое яйцо, в растрепанное и едва сформированное, жидкое гнездо. В гнезде не сидит. Яйцо взято. Снова стройка с перерывами. Спариваются. Второе яйцо снесено 7 февраля, третье — 10 февраля и лишь к этому времени самка стала оставаться в едва сделанном гнезде и начала насиживать. Птенцов эта пара всё же вывела, хотя и насиживание, и выкармливание протекали так же ненормально. Следует отметить, что среди канареек (и других птиц) имеются самки, ведущие себя подобно вышеописанному и в разгар гнездового сезона. Но несомненно, что все они физиологически ненормальны.

Описанный выше пример интересен той разницей, которая может обнаруживаться в поведении одной и той же особи при ее различном физиологическом состоянии. Он также иллюстрирует громадное биологическое значение „инстинктивного напряжения" (назовем пока так), совершенно необходимого для гармоничной „увязки" целой цепи актов птицы в согласованно-целостное поведение, обеспечивающее нормальное завершение данной фазы репродуктивного цикла. К этому важному моменту понимания инстинктивного поведения мы вернемся ниже.

В связи с вопросом о стимуляции гнездостроения, необходимо остановиться еще на одном наблюдении особого рода. Среди птиц нашей лаборатории, в отдельной клетке, содержалась старая самка чижа. Возраст ее был точно неизвестен, но она была приобретена уже взрослой 10 лет назад. Она неоднократно гнездилась с чижом и выводила птенцов, но последние 3 сезона яиц не откладывала и уже не спаривалась. В разгар размножения, когда в помещении лаборатории со всех сторон слышался писк птенцов и другие специфические звуки гнездовой жизни, эта одиночная самка обнаружила признаки возбуждения и начала реагировать на строительный материал. Сидела она одна, самца — чижа не было в лаборатории вообще. Тем не менее, 27 июня 1943 г. самка стала упорно (как в прежние годы), со всеми характерными движениями, строить гнездо и быстро свила его в поставленной веревочной основе. Закончив постройку в три-четыре дня, она начала сидеть в пустом гнезде, особенно крепко и подолгу по утрам, но ночь проводила на жердочке. Так прошло около недели, после чего самка заболела каким-то невыясненным поражением легких и вскоре погибла. Яичник оказался очень слабо развит, без зреющих фолликул. Таким образом, в этом случайном опыте обнаружилось, что и чисто нервные раздражения (звуки гнездовой жизни) могут у старой особи, уже лишенной специфической эндокринной стимуляции, вызвать весь комплекс гнездостроительного поведения, много раз пережитый ею за прошлые годы жизни. Не имеет ли этот нервный фактор („восстановления пережитого") известного значения и в поведении (напр. гнездостроении) каждой самки при повторном размножении? Оставим этот вопрос до обсуждения в следующей главе.

В клубке загадок гнездостроения невозможно оставить без внимания вопрос о выборе места для гнезда. Исследование его может несколько осветить и проблему инстинкта гнездостроения.

Когда канарейке в вольере ставится искусственная веревочная основа гнезда, выбор места его бывает почти предрешен. И все же, самка один-два дня мечется по вольеру со строительным материалом в клюве, прежде чем фиксирует место своей постройки. Среди еловых ветвей (в вольере) чижовка присаживается и характерно пищит в пяти-шести местах, прежде чем в одном из них начнет расти кучка приносимых прутиков. Как мы видели, точно так же колеблется между несколькими тенденциями самка конька или жаворонка, начиная собирать строительный материал. В природных же условиях рамки несоизмеримо раздвигаются. Гнездовый участок, занятый парочкой, имеет, несомненно, десятки, а может быть и сотни мест, где может быть помещено гнездо. Чем же определяется выбор одного? Конечно, ответить на этот вопрос полностью еще невозможно. Однако есть некоторые наблюдения и данные, позволяющие сделать довольно вероятные

предположения. Прежде всего отметим, что мы сейчас оставляем в стороне вопрос о видовой специфичности в положении гнезда (на земле, на дереве, в дупле и т. п.), так как он не может быть рассмотрен без обсуждения природы эволюционной и экологической специализации видов, а это увело бы нас слишком далеко за рамки данной статьи. Нас интересует сейчас вопрос лишь о том, почему, например, жаворонок строит свое гнездо под этой кочкой, а не под той, или почему славка предпочитает одну развилку куста, другой — соседней? Выбирает ли птица активно место будущего гнезда?

Нам не раз приходилось наблюдать спаривание самца и самки на том месте, где спустя некоторое время оказывалось готовое гнездо (у серых мухоловок, овсянок, зябликов). Возможно, что сильная эмоция, связанная со спариванием, фиксирует большее внимание самки к данному месту и предпочтительно перед прочими „вариантами", у нее развивается к нему более прочный кинэстетический навык, переходящий в привычные полеты со строительным материалом. Дуплогнездники (например мухоловки-пеструшки) при весеннем ухаживании нередко залетают парочкой в еще необжитые дупла, что также может оказывать на самку аналогичное влияние. В отношении птиц, гнездящихся на свободных развилках кустарников (например славок), можно предполагать, что выбор места для гнезда определяется расположением ветвей, наиболее облегчающим постройку висящего среди них гнезда. Варианты постройки, начатые в других менее удобных местах, не удаются, разрушаются и поэтому строительная активность самки в конце концов сосредоточивается на одном, наиболее удачном месте. Это предположение было проверено специальными наблюдениями, которые излагаются несколько далее.

Но в вопросе о причинах выбора того или иного места для гнезда в природных условиях приходится сталкиваться с фактами, указывающими и на какую-то глубокую (может быть прирожденную) видовую склонность и вместе с тем на определенную пластичность, индивидуальную приспособляемость к меняющимся условиям обитания. Из-за недостатка места приведем лишь несколько наиболее ярких примеров. Так, гнезда луговых чеканов (*Pratincola rubetra* L.) на заливных лугах располагаются почти всегда под кустиком конского щавеля (*Rumex confertus*), на котором так любят сидеть эти птички. Это растение можно считать прямо „вехой" гнезд. Столь же характерна для чечевиц (*Carpodacus erythrinus* Pall.) черемуха. Поразительно привязаны зеленые пеночки (*Acanthophneuste viridanus* Blyth.) к лесным канавам, в крутых мшистых склонах которых они делают свои норки-гнезда. Характер леса кругом может быть очень различен. Главное — наличие канавы или крутого склона. Это тоже хорошая видовая „веха" (личные наблюдения 1943 г.). Наличие подобных видовых гнездовых „вех" у многих видов — несомненный факт, но о причинах этого говорить еще преждевременно.

Не менее интересны факты и иного рода. Вот пример (данные 1938 — 1939 гг.): хохлатая синица (*Lophophanes cristatus* L.) гнездится в дупле низенького, полуразрушенного и трухлявого пенька на лесосеке (это — довольно характерно для данного вида). За зиму пенек разрушают, лесосеку очищают и на месте бывшего прошлым летом гнезда с весны начинается стройка деревянной дачи. Людно, звуки пилы и топора, обстановка резко изменилась. Но здесь же, в нескольких метрах от места прошлогоднего пенька, осталась нетронутой высокая старая береза. На высоте более 20 м (!) в ее стволе узкая щель — дупло и там поселяется в этом году парочка хохлатых синиц! Местоположение гнезда безопасное и недосягаемое, но совершенно исключительное для данного вида птиц. Однако среди людей и шума птички шмыгают в вершину березы и там, наверху, кормят своих птенцов. Они охотятся на том же участке, что и в прошлом году!

Таков территориальный консерватизм у птиц и такова может быть пластичность их гнездового поведения. Многолетняя привязанность к старому месту гнезда (дуплу, скворечнику) неоднократно установлена кольцеванием (Промптов, 1941).

Серые мухоловки (*Muscicapa striata* L.) обычно около строений гнездятся по карнизам над окнами и дверями, на балках заборов и сараев. Гнезда рыхлые, ничем не укрепленные и нередко даже сами птицы во время постройки сдергивают их на землю, зацепив коготком. В различных местах нашего опытного участка (Промптов, 1940 б; Промптов и Лукина, 1938) были прибиты круглые и низкие (обрезанные) консервные банки. Наблюдения показали, что серые мухоловки очень охотно гнездятся внутри таких банок, представляющих более надежную основу для гнезда. Однажды парочка поселилась даже в жестяном ведерке, висевшем без употребления на гвозде у крыльца дома. В таких случаях факт выбора места налицо. То же можно сказать и о скворцах (*Sturnus vulgaris* L.), или больших синицах (*Parus major* L.), которые внимательно и со всех сторон осматривают новый скворечник или дупло, прежде чем начнут носить в него строительный материал.

Наиболее интересен вопрос о выборе места для гнезда при более свободной его постройке, т. е. не на земле и не в дупле, а на ветвях. Совершенно ясно, что разнообразие развилок, например какого-нибудь кустарника, предоставляет самке громадный выбор и более, и менее удобных мест для начала ее постройки. Способна ли она к такому выбору? Уже косвенные данные, например, по охране и привлечению птиц (Доппельмайр, 1939) указывают на то, что в кустарниках, особым образом подрезанных — с густым, мутовчатым, искусственно-созданным ветвлением — птицы гнездятся охотнее и теснее, чем в нормальных. Следовательно, более легкое укрепление гнезд привлекает птиц. Вообще архитектоника деревьев и кустарников (т. е., главным образом, характер ветвления) имеет ближайшее отношение и к постройке самого гнезда, располагаемого на данном растении (Доппельмайр, 1939; Palmgren, 1932). Нередко сама ветвь, на которой расположено гнездо, своими частями входит как бы каркасом в состав гнезда (напр. у корольков, иволги, славок). Так как характер ветвления хвойных и лиственных деревьев неодинаков, то этими различиями может, в известной степени, объясняться и видовая адаптация птиц к гнездованию в определенных растительных сообществах (Palmgren, 1932).

Таблица 6.

Тип гнезда	Характер основы	Процент гнезд
I	Косая ось . . .	30
II	„Рюмка"	50
III	Две вертикали .	8
IV	Горизонталь . .	4
V	Перекрест . . .	8

Для выяснения вопроса о выборе места гнезда в природных условиях при свободной постройке на ветвях, нами было проведено обследование нескольких десятков гнезд популяции садовых славок (*Sylvia borin* Bodd.) в парке Института. Почти все гнезда помещались на ветвях бузины или черемухи, на высоте 0.5—1.5 м. Лишь одно было почти на земле, в маленьком кустике. Расположение гнезд в отношении ветвления их основы оказалось возможным распределить на пять типов. В табл. 6 и на рис. 3 приведены результаты обследования.

Наиболее часто (50%) гнезда располагались в вертикальных (тип *II*) или наклочных (тип *I*) развилках и это несомненно наиболее прочная постройка. Тип *III* редок (всего два гнезда) и его расположение — между двумя вертикальными стеблями разных растений, конечно, менее прочно, особенно в ветреную погоду. Гнезда типа *V* также укреплены между двумя подвижными

ветвями, а тип *IV* встретился единственный раз и может, строго говоря, рассматриваться и как уклонение типа *I*. В общем, получается впечатление, что славки, действительно, выбирают удобные, более прочные развилки для начала постройки гнезда (гамачка) и избегают неудобных. Но на основании детального изучения хода постройки (как описано выше), мы все же должны сделать оговорку, что вполне возможна и „автоматическая" элиминация неудачных типов постройки на ранних этапах, вследствие разрушения их сотрясением, дождем и другими воздействиями, потому что на участке наших наблюдений были найдены и явно брошенные, разрушенные остатки начатых постройкой гнезд, архитектурные дефекты которых уже было трудно выяснить. Указания на подобные факты встречаются и в литературе (Howard, 1929).

3. Обсуждение

Во введении мы отметили, что при изучении физиологической природы „инстинкта" важнейшей задачей является исследование взаимосвязи актов прирожденных и актов индивидуально-выработанных. Формы координации тех и других должны подлежать детальному изучению, привлечь главное внимание. Все это в значительной степени еще впереди и сложная природа того поведения, которое очень схематично называется „инстинктивным", еще только начинает раскрываться.

Прежде всего, если и н с т и н к т и в н ы м и считать лишь акты, прирожденные, то говорить об „инстинктивном" п о в е д е н и и вообще нельзя. Поведение — это не простой „набор" двигательных и других реакций, а сложнейшая активность о р г а н и з м а к а к ц е л о г о, во время которой он ежеминутно адаптируется к внешней среде на основе анализаторной функции центральной нервной системы. Поведение слагается из рефлексов, но оно — не простая их сумма или цепь. Это, если можно так выразиться — „симфония рефлексов" — и врожденных, и приобретенных, причем „дирижер" — среда, непосредственно или косвенно, но непрерывно, коррегирует всю партитуру симфонии, усиливая одни и тормозя другие ее компоненты. Это — образное и, может быть, не совсем верное сравнение, но суть в том, что в любом поведении птицы, а в гнездовом поведении — в особенности, мы при его изучении находим непрерывный „переплет" индивидуальных, приобретенных и врожденно-рефлекторных актов.

Такое особенное, специфически-окрашенное поведение, как гнездовое, может быть естественно разбито на несколько качественно различных фаз, соответственно фазам всего репродуктивного цикла. Эти фазы в природе переходят одна в другую (и даже трансгрессируют), но при обсуждении могут быть изолированы. Сейчас мы рассматриваем поведение лишь в фазе гнездостроения. Первым встает вопрос о стимуляции гнездостроительной активности, о причинах первого появления и развития у самки активной реакции на строительный материал. Сравнение этой реакции с хорошо изученными формами безусловной стимуляции, показывает глубокие различия. Пищевой импульс (голода) обычно быстро удовлетворяется. Насытившись, птица перестает и с к а т ь корм, садится спокойно, начинает чиститься или даже засыпает (торможение). Лишь „голодная кровь" пробудит вновь ее „поисковую" активность. Реакция страха, базирующаяся также на безусловном рефлексе (самосохранения), после устранения внешней причины и удаления следов гуморального фактора (в крови), тоже скоро затухает, впредь до нового жизненного „казуса". Но реакция самки на строительный материал, раз возникнув, не затухает, а разгорается. Она им не может „насытиться". Наоборот, с каждым днем эта положительная реакция растет, становится господствующей над всем поведением птицы. У нее несколько тормозятся при этом и пищевая, и самоохранительная, реакции. И так — до окончания постройки, т. е. втечение иногда многих дней, с утра до вечера птица занята

своей работой и ее движения в поисках и приносе прутиков и стебельков — опять сравним — как бусы нанизываются на красную нить ее жизни в данное время — сооружения гнезда. Налицо какой-то мощный, длительно действующий фактор, связывающий отдельные повторяющиеся акты в направленное поведение. Мы можем принять, на основании уже имеющихся данных, что этот фактор или стимул — гуморальной природы, и даже точнее — эндокринная активность гипофиза и яичника. Но у старых самок, как в случае, описанном нами, гнездостроительная активность может „разгореться" и при пассивном состоянии яичников, как результат уже явно-внешней стимуляции слуховыми и зрительными раздражениями. Следовательно, эта „установка" поведения на определенный род деятельности („целеустремленность активности") не есть прямой результат или следствие одной гуморальной стимуляции, а создается (восстанавливается?) в нервной системе птицы как, в известной степени, самостоятельный нервный механизм. Бесчисленное и упорное повторение актов — поиски определенных предметов, собирание, принос их к одному и тому же месту — свидетельствуют, с физиологической стороны, о развитии устойчивого возбуждения определенных центров и связей и торможения других. Можно полагать поэтому, что в явлении гнездостроения (так же как в насиживании яиц и выкармливании птенцов) мы имеем дело с развитием специфической д о м и н а н т ы. А. А. Ухтомский (1923а, 1925), изучивший это явление и считавший его одним из важнейших принципов нервной деятельности, писал: „Господствующий очаг возбуждения, предопределяющий в значительной степени характер текущих реакций центров в данный момент, я стал обозначать термином доминанта". И далее — „способность формировать доминанту является не исключительным достоянием коры головного мозга, но общим свойством центров" (1923а). В своей небольшой статье „Инстинкт и доминанта" А. А. Ухтомский (1923 б) не разбирая, к сожалению, подробно явлений инстинктивной деятельности диких животных, дал, тем не менее, ряд ценнейших мыслей и толкование некоторых интересных фактов. Для нашего вопроса особенно интересно его замечание о том, что „след однажды пережитой доминанты, а то и вся доминанта, могут быть вызваны вновь в поле внимания, как только возобновится, хотя бы частично, раздражитель, ставший для нее адэкватным". Он отметил также, что для возникновения (первого проявления) инстинктов нужно присутствие соответствующих гормонов, но однажды проявленный в действии инстинкт, возобновляется и живет далее в порядке чисто нервного рефлекторного фактора. Об условно-рефлекторном восстановлении ранее пережитой доминанты говорит и Л. Л. Васильев (1925) в своей статье об инстинктивных актах. Такое восстановление неоднократно пережитой доминанты мы и наблюдали у нашей старой самки чижа (гл. 2). У каждой, уже гнездившейся хотя бы раз самки, параллельно с гуморальной подготовкой, восстанавливается, возбуждаемая сезонными биологическими факторами окружающей среды, уже пережитая в прошлые сезоны доминанта и ею всецело объясняются и начало, и целеустремленность гнездостроения. Появление яйца пробуждает или создает новую доминанту — насиживания, которая постепенно биологически „перекрывает" старую, так как изменяет очаги возбуждения и процессы торможения.

Мы наблюдаем неодинаковое течение гнездостроения у одной и той же самки при ее различном физиологическом состоянии (опыты, описанные во 2 главе). С данной точки зрения это вполне понятно. Известно, что степень возбудимости нервной системы стоит в зависимости от химизма крови и вообще от гуморальных факторов, что имеется теснейшее взаимодействие между нервными и гуморальными регуляциями организма. Это особенно ярко показано работами школы Л. А. Орбели (1938). Следовательно, развитие доминанты и ее течение должны стоять в зависимости от „баланса" нервных и гуморальных факторов. Ведь сама доминанта есть, по устному выражению

А. А. Ухтомского (1937), „тип связи между нервными и гуморальными факторами"! При особо неблагоприятных биологических обстоятельствах, задерживающие влияния могут приводить к перерывам и даже длительному „разладу" в активности, создавать картину поведения, которая обнаруживается, например, в опытах с ранней световой стимуляцией гнездостроения (гл. 2). Это же наблюдается и при ненормальном ходе репродуктивного цикла в природе (ср. также данные табл. 1 и 2).

У самок, гнездящихся впервые, гнездостроительная доминанта создается вновь. Но ее еще нет, а самка уже реагирует на строительный материал. В этом еще много неясного. Пока можно лишь предполагать, что эти первые реакции просто рефлекторны, т. е. сходны, например, с хватательными пищевыми и также имеют безусловную стимуляцию. Здесь наше обсуждение соприкасается с вопросом о причинах специфичности строительного материала. Эта специфичность, конечно, относительна, но имеются и факты, еще очень трудно объяснимые. Иногда строящая самка явно стремится „во что бы то ни стало" заполучить определенный стройматериал и без него у нее ничего не получается. Так, например, обстояло у нас дело в опыте с одной молодой самкой зяблика, которая гнездилась впервые. Она не носила к гнезду в изобилии предложенные ей сухие травяные стебли, паклю, вату, а упорно ломала клювом тонкие еловые прутики с большой ветки, укрепленной в клетке и проводила целые часы за этим занятием. В пустой веревочной основе она проделывала характерные формующие движения или пыталась уложить два-три отломанных прутика. Когда же ей были даны новые еловые прутики, она ретиво начала носить их в гнездо. Здесь существенно, что гнезда зябликов в своей основе всегда содержат тонкие прутики.

Особенно тонкая специфичность обнаруживается во внутренней выстилке гнезд различных видов. Одни, например, используют перья (даже кур, грачей), другие — лишь волос или тонкие корешки. Некоторые факты поразительны. Так, например, гнезда пеночки-веснички (*Phylloscopus trochilus* L.) бывают всегда очень густо выстланы внутри перьями, а гнезда близкой к ней пеночки-трещотки (*Ph. sibilatrix* Bechst., сходно построенные и также располагающиеся, никогда не содержат ни одного пера!

О некоторой врожденной склонности к определенному строительному материалу, нам кажется, все же говорить можно, особенно если принять во внимание разнообразнейший характер материалов и архитектуру гнездостроения у всей группы *Passeres*. У канареек, вероятно в результате гнездования многих поколений в искусственных условиях, специфичность заметно ослаблена, но иногда довольно ясно обнаруживается и предпочтение некоторых материалов. Несколько далее мы к этому еще вернемся.

Таким образом, гуморальный фактор и активированная в связи с ним врожденная реакция на строительный материал, приводят к появлению у птицы стремления куда-то этот материал поместить. В такие моменты мы наблюдаем у самки явное возбуждение. Она мечется по клетке со своей ношей, прыгает с жердочки на жердочку, сотни раз повторяя эти поисковые движения, или же (как конёк, жаворонок) бегает по дну клетки среди кочек, как бы ища, куда спрятаться. Любопытно, что у жаворонков места, где самка присаживалась и начинала характерные движения формовки, были большею частью те же, где она пряталась при тревоге или где ночевала (это можно экстраполировать и на дикую природу).

Если у канарейки в клетке нет искусственной основы для гнезда, то беспорядочное порханье со строительным материалом будет продолжаться, пока не затормозится все поведение. Среди поставленных свободных ветвей и развилок, канарейка беспомощно и неловко пытается сесть, приладиться, но не находя опоры, ничего не в состоянии соорудить. Она не носит более толстых прутиков, необходимых для устройства начальной основы гнезда. Если же поставить искусственную чашкообразную основу, то место гнезда быстро

фиксируется на ней и сразу же начинается формовка, сначала в пустой подставке, а затем и среди принесенного материала. Наблюдения и опыты показывают, что, взяв в клюв строительный материал, строящая самка сразу же получает явный импульс куда-то его положить. Расстояние переноса и движения при этом не имеют значения. Но выступает другой момент, в котором, также как в выборе материала, заметна некоторая прирожденная склонность. Синица, скворец, свой строительный материал несут в дупло или в скворечник; так как это — традиционные места их гнездования; пеночка свой стебелек снесет всегда на землю, в ямку под кустиком или кочкой, зяблик — на дерево, к основанию бокового сука, а славка — в кустарниковую развилку. Эта специфическая тенденция пока не поддается экспериментальному выяснению, но, особенно в природе, выступает очень ярко, входит в биологическую характеристику вида и, несомненно, является, эволюционно-сложившейся. Тем более интересны наблюдающиеся уклонения и их причины.

Так или иначе, строительный материал самка начинает носить в какое-нибудь определенное место. Повторение рефлекса хватания и приносов в одно место, уже приводит к выработке соответствующей доминанты, все более и более господствующей далее в поведении птицы. Образовавшаяся доминанта является как бы мостиком, связывающим в единый направленный процесс отдельные, может быть и довольно элементарно-рефлекторные акты сбора материала и приноса его к месту гнезда. Так же упорно впоследствии носит самка корм своим птенцам. В предыдущей главе, при изложении экспериментального материала, мы отметили биологическое значение „инстинктивного напряжения", совершенно необходимого для „увязки" целой цепи актов в согласованно-целостное поведение. Это „инстинктивное напряжение" есть доминанта — стойкое возбуждение определенных центров — „тип координации событий во времени" (А. А. Ухтомский) и слово „инстинктивное" в данной связи уже не прикрывает что-то совершенно непонятное. Рефлекторно взяв строительный материал, птица получает импульс его положить и делает это в кинэстетически-привычном для нее месте. Освободившись от своей ноши, она сразу же (если не включается более острый пищевой, самоохранительный или другой импульсы), возвращается доминантой к только что пережитому состоянию и снова — поиски, схватывание, перенос, **укладка...**

У некоторых иностранных авторов, в их трактовке инстинктивного поведения птиц, иными словами и терминами (более туманными) иногда выражены представления, повидимому довольно сходные с развиваемыми теорией доминанты. Так, например, Howard (1929), вводя понятие „pattern of reaction", говорит о прирожденной структурной основе для совместного проявления целого комплекса реакций, о координированной „интеграции функций" и существующих у птиц „констелляций реакций", при „разладе" которых происходят глубокие биологические нарушения, так как „птица не знает, что делать теперь и что потом". Все это, по существу, сказано о явлении доминанты, но приписывание основной роли прирожденным нервным соотношениям, все же недостаточно обосновано. Доминанты живут, функционируют ведь как комплекс и прирожденного и индивидуально-нажитого, они пополняются условно рефлекторными связями, даже возникают благодаря им и в этом их громадное значение в биологии любого вида, особенно у птиц. В их смене, борьбе и сочетаниях и выражается форма взаимодействия прирожденных и приобретенных факторов поведения, о котором мы говорили неоднократно выше. Однако другой автор, Lorenz (1935, 1937 a, b, c), также считает „инстинктивные акты" комплексными реакциями организма, глубоко прирожденными, для которых внешние стимулы являются лишь „ключами к замку" (Auslöser). В связи с такой точкой зрения характерно, что Lorenz считает учение И. П. Павлова об условных рефлексах

неприменимым к анализу инстинктивного поведения. Это заявление кажется просто странным и как раз сейчас мы должны обсудить вопрос, в котором без теории условных рефлексов невозможно разбираться.

Речь идет о последовательной смене строительного материала по мере постройки гнезда, о выборе его самкой. Только в результате такой последовательной смены в реакциях на очень различные раздражители (прутики, мох, волокна, волос, перья и т. д.), осуществляется в природных условиях нормальная постройка гнезда, характерного для данного вида птиц. Опыт и наблюдения показывают, что и некоторое время до начала постройки, самка начинает активно реагировать на самый различный материал, хватает его, но быстро от него освобождается (чистит клюв). Это фаза генерализованной реакции, не связанной с гнездостроением. Захватив перо или волос в клюв, она не получает еще стимуляции куда-то его нести. Но когда гнездостроение начинается и намечается уже место гнезда, отношение к строительному материалу меняется. Самка начинает брать и носить сначала грубый материал (гл. 2), затем, по мере сооружения, реакция меняется, грубые прутики уже не привлекают и приходит очередь более тонких стеблей. И, наконец, готовая чашка гнезда выстилается изнутри самым мягким материалом, за которым самке иногда приходится летать и очень далеко от гнезда или упорно разыскивать в округе именно его (волос, перо). Если стать на точку зрения Lorenz'а, т. е. смотреть на внешние стимулы как на „ключи", лишь размыкающие соответствующие им инстинктивные реакции, то что за „замóк" мы имеем в таком явлении? Сначала его отпирают самые разные ключи, потом почему-то лишь некоторые, а затем один, за ним другой, третий и т. д. Для такого замка и ключи, повидимому, не очень нужны! И действительно, Lorenz говорит, что иногда „замóк" отпирается и „спонтанно" (!).

Чрезвычайно важно, и прямые наблюдения это ярко показывают, что дифференцировка отношения птицы к строительному материалу изменяется в неразрывной связи с ходом постройки всего гнезда, по мере его сооружения (гл. 2), а также в связи с теми изменениями в движениях строящей птицы, которые обнаруживаются на протяжении гнездостроения. Это — тесно сопряженный комплекс явлений, и лишь при согласованном их течении биологически нормально осуществляется гнездостроение. Такая согласованность достигается, главным образом, условно-рефлекторными процессами. Несомненно, в меняющемся отношении самки к различному строительному материалу мы имеем процесс дифференцировки на внешние раздражители, дифференцировки, развивающейся и обостряющейся по мере функционирования переживаемой организмом доминанты. Этим объясняется ее последовательный (направленный) ход, а также более легкое развитие и глубокое обострение у старых, уже гнездившихся особей. На условно рефлекторную природу указывает и теснейшая связь развития такой дифференцировки с гнездостроительной моторикой. Действительно, пока гнездовая основа еще не формуется (напр. в стадии „гамачка" у славок), а лишь накапливается, птица среди обилия всякого лесного мусора (обилия раздражителей) выбирает определенный „сорт" — прутики или более грубые травяные стебли. Но это — лишь до появления новых движений в постройке. Когда гамачёк становится достаточно прочен, так что самка может сесть на него, появляется качественно-новое движение формовки (гл. 2), которое начинает стереотипно повторяться почти с каждым приносом строительного материала, уже более тонкого.

Есть основание предположить, что формовка является безусловно-рефлекторным актом, но довольно сложным в отношении механизма симультанных и сукцессивных координаций возбуждений и торможений, управляющих работой различных мышечных групп (Орбели, 1923). На врожденный характер механизма акта формовки указывает его почти полное сходство у всех

воробьиных птиц, а также стереотипное проявление при определенной тактильной стимуляции. Эта стимуляция начинается с присаживания самки на строительный материал. Прикосновение грудью вызывает сразу весь комплекс согласованных движений, описанный выше. У канареек, в искусственных условиях размножения, почти утерялась (или подавлена) начальная фаза сбора грубого материала для укрепления основы гнезда и рефлекс формовки может быть вызван, при соответствующем физиологическом состоянии птицы, даже пустой веревочной основой для гнезда, когда самка на него садится (опыты с канарейками и зябликом). Но даже у вялой самки комплекс движений формовки остается стереотипным. У нас имеются наблюдения, что при некоторых, еще непонятных условиях, этот сложный рефлекс, как самостоятельный нервный механизм, может проявиться даже у только что подросшего птенца в двухмесячном возрасте (напр. наблюдение над молодой самкой сорокопута-жулана, выпущенной из клетки в сад на яркое солнце). Активация рефлекса формовки и его повторяющаяся стимуляция грубым гнездовым материалом, приводит к развитию специфической доминанты (частного характера), и вместе с этим меняется отношение к стройматериалу, так как самка начинает собирать уже более тонкие стебли, вделывая их формовкой в стенки гнезда. Работа клювом при этом протекает исключительно адаптивно, т. е. все время приспособительно к устранению, самыми различными движениями, мелких тактильных раздражений. И наконец, в завершающей фазе постройки, когда тактильная стимуляция формовки несколько изменяется (самка сидит в готовом гнезде глубже, плотнее), происходит новый сдвиг дифференцировочной установки на строительный материал — самка реагирует уже специально на мягкую выстилку, разыскивает лишь волос, перья или же тончайшие корешки. У некоторых видов, например у пёвчего дрозда (*Turdus philomelos* Brehm.), в этой конечной стадии постройки начинается обмазка внутренней стороны гнезда сырой глиной, смешанной с древесной трухой. Такая „штукатурка" производится также вращательными движениями самки и качественно-новый этап — в стимуляции стереотипной формовки гнездовой чашкой и параллельно, в изменении приносимого материала, выступает здесь еще более отчетливо.

Как же постройка гнезда завершается? Конечно, дело, по существу, в судьбе ведущей доминанты, определяющей гнездостроительную активность. А. А. Ухтомский (1925) отмечает, что конец доминанты может быть эндогенным и экзогенным. Нам кажется, что здесь имеет место, главным образом, экзогенный конец — завершение постройки. Вслед за этим — возникновение новой доминанты репродуктивного цикла, несовместимой с первой. Появляется первое яйцо и еще более стимулирует задержку самки в гнезде, т. е. начало насиживания. В случаях некоторого разлада гнездостроения, оно может растягиваться на значительно более долгие сроки, чем в норме (гл. II), но не может продолжаться неопределенно долго. При затухании доминанты круг подкрепляющих ее раздражений все более суживается, прочие, посторонние реакции тормозятся все слабее и, наконец, влиявшие ранее раздражители перестают действовать.

Специальному рассмотрению и особому анализу подлежит вопрос об общей форме гнезда, его типе постройки. Видовые различия у воробьиных птиц в этом отношении очень велики, а движения строящих птиц не так уж специфичны. Вопрос нами изучается, но обсуждение его сейчас еще преждевременно. Отметим лишь, что при экспериментально-произведенных поломках различных частей гнезда, некоторые птицы, например ласточки, могут заделывать бреши, и при этом обнаруживается явная тенденция строителей к восстановлению прежней, т. е. бывшей до поломки конфигурации гнезда как целого, в частности, положения летка. Часть опытов подобного рода была нами опубликована ранее (Промптов, 1940 б).

Таковы важнейшие соображения, приводящие нас на основании имеющегося в настоящее время фактического материала к положениям, развиваемым пока, неизбежно, в общих чертах. Мы принимаем, что „инстинктивное поведение" у птиц есть равнодействующая сложнейшего сочетания прирожденных и условно-рефлекторных реакций. Основная и характернейшая черта этого поведения — направленная активность — как раз и иллюстрирует это положение, так как она обусловливается течением и сменой различных биологически-адаптированных доминант, функционально объединяющих разные „этажи" нервной системы и тесно связанных также с гуморальной динамикой организма. Включение доминант в механизм нервно-гуморальных регуляций и придает поступкам их эмоциональную окраску, субъективные ощущения „побуждения", „потребности", „неосознанного стремления" и т. п., т. е. все черты, считающиеся обычно характерными для „инстинкта". В связи с этим следует отметить также большое биологическое значение интероцептивной стимуляции некоторых „инстинктов". Новейшие исследования в этой области (Быков, 1942) имеют непосредственное отношение к нашей проблеме, но в настоящем изложении мы еще не можем включить их в обсуждение.

Целесообразность же инстинктивного поведения имеет глубоко-эволюционные корни, так как, по сути дела, зависит от функционирования (в общей интеграции функций организма) врожденных механизмов, отобранных и закрепленных длительным процессом естественного отбора. Взаимодействие этих филогенетически сложившихся (конституциональных) компонентов с онтогенетически и индивидуально развивающимися компонентами, обусловливает адаптационную потенцию каждого организма и каждого вида, и определяет формы его реагирования на меняющиеся условия среды (вот в чем материальная подоплёка „унаследованного знания" В. А. Вагнера!).

В таком, дарвиновском смысле, понимаем мы и эволюцию „инстинктов", которые, конечно, меняются, затухают, исчезают совсем или рождаются вновь, в неразрывной связи с анатомо-морфологической эволюцией вида, текущей в характерной для него, и также эволюционирующей внешней среде.

4. Выводы

1. В работе, на основе лабораторных и полевых экспериментов и наблюдений над воробьиными птицами, рассматривается с физиологической стороны явление гнездостроения.

2. Активность гнездостроения зависит от определенного физиологического состояния самки (в нейрогуморальном отношении) и комплекса внешних биологических и экологических факторов, типа „ландшафта" и взаимоотношений партнеров пары.

3. В процессе гнездостроения можно наметить несколько качественно различных этапов в отношении движений самки и реакций на определенный строительный материал. Эти различные формы поведения последовательно появляются в тесной связи с ходом самой постройки и с изменением стимуляции с ее стороны.

4. При наличии достаточной основы сооружаемого гнезда, у строящей самки проявляется быстротекущее, стереотипно повторяющееся, комплексное движение „формовки", являющееся, повидимому, прирожденной рефлекторной нервно-мышечной координацией, стимулируемой тактильно — прикосновением тела (груди) птицы к формующемуся гнезду.

5. Так называемые „инстинктивные акты" птиц (гнездостроительная активность, в частности) являются выражением сложнейших сочетаний прирожденных форм деятельности нервной системы и индивидуально-приобретенных, т. е. условно-рефлекторных, при взаимодействии и тех и других с гуморальными факторами. Процессом, объединяющим все эти компоненты, является образование (или восстановление), течение и смена специфических

доминант (т. е. стойких возбуждений определенных нервных центров и связей), координирующих во времени отдельные рефлекторные звенья активности особи в определенном образом направленное (как бы „целеустремленное") поведение, особенно характерное для инстинктов, связанных с репродуктивным циклом.

6. Постройка гнезда самкой впервые в жизни осуществляется, в общем, без заметного индивидуального научения — на базе гуморально-активируемой прирожденной реакции на строительный материал и затем, после его известного накопления в определенном, выбранном самкой месте, — как результат стимулированной стройматериалом, характерной и многократно повторяющейся рефлекторной реакции формовки гнезда. С началом гнездостроения у молодой самки развивается определенная доминанта активности, которая закономерно восстанавливается в последующие циклы размножения, способствуя тогда более легкому развертыванию характерного поведения.

7. Целесообразный характер инстинктивного поведения имеет глубокие эволюционные корни, так как зависит от функционирования в общей системе организма врожденных компонентов, отобранных и закрепленных естественным отбором. Вследствие этого, эволюция поведения вида (и инстинктов) имеет в неразрывной связи с эволюцией его конституциональной основы, как две стороны одного и того же процесса.

Институт эволюционной физиологии и патологии высшей нервной деятельности им. акад. И. П. Павлова.

Поступило: 20 XI 1944

ЛИТЕРАТУРА

Быков К. М. Кора головного мозга и внутренние органы. Изд. Военно-морск. акад., 1942.

Вагнер В. А. Биологические основания сравнительной психологии, 2, Инстинкт и разум. Изд. Вольф, 1913.

Васильев Л. Л. Сб. „Новое в рефл. и физиол. нервн. сист.", 1925.

Васильев Ю. А. Физиологический анализ некоторых форм птенцового поведения. (Рукопись диссертации), 1941.

Гексли Ю. С. Усп. совр. биол., **13**, 2, 1940.

Дарвин Ч. Происхождение видов. Сельхозгиз, 1937.

Доппельмайр Г. Г. Природа, 1939, 12.

Иванова С. А. Биол. журн., **4**, 4, 1935; Усп. совр. биол., **5**, 6, 1936.

Кеннон В. Физиология эмоций. Изд. „Прибой", 1927.

Машковцев А. А. Журн. общ. биол., **1**, 1, 1940.

Морган Л. Привычка и инстинкт. 1899.

Орбели Л. А. Изв. Инст. им. Лесгафта, 6, 1923; Лекции по физиол. нервн. сист., изд. III, Медгиз, 1938.

Павлов И. П. Двадцатилетний опыт изучения высшей нервной деятельности животных. Изд. VI, 1938.

Поликарпова Е. Ф. Журн. общ. биол., **2**, 1, 1941.

Промптов А. Н. Журн. эксп. биол. сер. А, **4**, 1, 1928; Зоол. журн., **15**, 4, 1936; Птицы в природе. Учпедгиз, 1937; Зоол. журн., 17, 3, 1938; Зоол. журн., 19, 1, 1940а, Бюлл. Моск. общ. исп. прир., **49**, 1, 1940б; ДАН СССР, **27**, 2, 1940в; Сезонные миграции птиц. Изд. АН СССР, 1941.

Промптов А. Н. и Лукина Е. В. Зоол. журн., **17**, 5, 1938.

Светозаров Е. и Штрайх Г. Усп. совр. биол., **12**, 1, 1940; **14**, 1, 1941.

Ухтомский А. А. Русск. физиол. журн., 6, 1—3, 1923а; Научн. изв. Смоленск. унив., **1**, 1923б; сборн. „Новое в рефл. и физиол. нервн. сист.", 1, 1925.

Фролов Ю. П. Физиологическая природа инстинкта. Изд. „Время", 1925.

Эскин И. А. Усп. совр. биол., **14**, 1, 1941.

Benoit J. C. R., Soc. Biol., **118**, 1935.

Bissonette Th. Quart. Rev. of. Biol., **8**, 1933; Journ. of Heredity, **27**, 1936.

Bolle C. Journ. f. Ornith., **1858**.

Howard E. An Introduction to the Study of Bird Behaviour. Cambridge, 1929.

Lorenz C. Journ. f. Ornith., **83**, 1935; Die Naturwissenschaften, **25**, 19—21, 1937a; The Auk, **54**, 3, 1937b; Folia Biotheoretica, serie B, 11, Instinctus, 1937c.

Palmgren P. Acta Zool. Fenn., **14**, 1932.

Rowan W. Proc. Boston Soc. of Nat. Hist., **38**, 6, 1926; Nature **122**, 3062, 1928.

A. N. PROMPTOV. PHYSIOLOGICAL ANALYSIS OF THE NESTBUILDING INSTINCT IN BIRDS

SUMMARY

1. In this paper the phenomenon of nestbuilding is considered from the physiological point of view on the basis of the laboratory and field experiments, and observations of the sparrow birds.

2. The nestbuilding activity of birds depends on a certain physiological condition of the female (in the neurohumoral aspect), and on the complex of biological and ecological factors („landscape" and relations between both partners of the pair).

3. In the process of nestbuilding several qualitatively different stages are distinguished with respect to the movements of the female and her reaction on the definite building material. Various forms of behaviour subsequently appear in her activity, closely connected with the progress of the structure and change of stimulation on her part.

4. When sufficient basis of the nest under construction is secured the female bird displays a rapidly and stereotypely repeating complex movement of „moulding", being probably an innate neuromuscular coordination stimulated in a tactile way — by the contact of the bird's body (chest) with the nest.

5. The so-called „instinctive acts" of birds, particularly the nestbuilding activity, appear to be a manifestation of the innate forms of the nervous system activity combined in a most complicated way with the acquired forms of activity, both interacting with the humoral factors. The process unifying all these components is the formation (or restitution) of some specific dominants (i. e. stable excitation of nerve-centers and paths), their progress and change. These dominants coordinate in time the separate links of reflectory activity of an individual into a definitely directed (purposeful) behaviour, especially typical for the instincts of the reproductive cycle.

6. Building of the nest by a female bird for the first time in her life is accomplished by her without an observed individual training — on the basis of a humorally activated innate reaction on a building material, whilst further on, when a sufficient quantity of this material is accumulated in some definite place of her own choice, it appears to be the result of a specific and constantly repeating reflectory reaction of „nest-moulding" stimulated by the building material. Starting the nestbuilding the young female develops a definite dominant of activity and this dominant is regularly repeated in all the subsequent reproductive cycles.

7. The rational character of the instinctive behaviour is deeply rooted in the evolutionary processes, and depends on the functioning in the general system of a living organism of the innate components selected and fixed by natural selection. Consequently the evolution of behaviour and instincts of a species proceeds in an unbroken connection with that of its constitutional basis forming two paths of the same process.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СОЮЗА ССР
BULLETIN DE L'ACADEMIE DES SCIENCES DE L'URSS
Отделение биологич. наук № 1, 1945 Classe des sciences biologiques

А. А. ВОЙТКЕВИЧ

РОЛЬ ГОРМОНА ЩИТОВИДНОЙ ЖЕЛЕЗЫ В ПРОЦЕССАХ РОСТА И ДИФФЕРЕНЦИРОВКИ *PHALACROCARAX CARBO* L.

(*Представлено академиком* Л. А. Орбели)

1. Введение

Изучение роста животных значительно продвинулось вперед в последние два десятилетия. Были разработаны совершенные методы учета роста, позволившие установить закономерности этого процесса у ряда животных. Параллельно развивалось исследование факторов роста: внешних и внутренних. К последним принадлежит эндокринная система. Гормоны гипофиза и щитовидной железы обладают специфическим действием на процессы развития и роста позвоночных животных. Удаление щитовидной железы сопровождается торможением развития и роста организма.

Несмотря на сравнительно большое число работ, посвященных тиреоидэктомии различных животных, до сих пор нет обстоятельных исследований зависимости роста от гормона щитовидной железы. Можно лишь в общей форме констатировать наличие такой зависимости. В то же время не делалось попыток сравнения эффекта тиреоидэктомии у разных форм, отличающихся темпом развития. Сравнительные исследования позволили бы выяснить природу гормональной детерминированности процессов роста и дифференцировки у животных различного таксономического положения. Имеющийся в литературе материал еще недостаточен для такого обобщения.

Известно, что развитие разных животных различается по своему характеру, скорости и продолжительности. Допустимо предположение, что эти различия в какой-то степени детерминированы гормоном щитовидной железы. В филогенезе различных групп животных соотношение роли гормональных и генетических факторов в процессах морфогенеза изменялось, повидимому, в различных направлениях. Возможно, что изменения в уровне активности щитовидной железы определяют разницу в интенсивности развития; не исключается возможность различий в реактивности тканей по отношению к гормонам. Возможно, что на разных стадиях онтогенеза изменяются и уровень активности щитовидной железы и чувствительности тканей развивающегося организма. Выяснение этих вопросов возможно только на базе сравнительных исследований, которые должны слагаться из наблюдений над закономерностями развития организма, данных о поведении щитовидной железы в исследуемый период и результатов экспериментов, выясняющих в какой мере особенности, присущие определенным стадиям роста, обусловлены гормоном щитовидной железы.

Проводившиеся ранее исследования, как правило, ограничивались каким-либо этапом исследования: производилось описание морфологических изменений организма в процессе развития без учета возможного влияния на про-

цесс роста детерминирующих гормональных факторов, или же в эксперименте экстирпации изучалось влияние щитовидной железы на те или иные особенности данной стадии развития. При этом часто не учитывалось состояние дифференцирующейся в период роста организма щитовидной железы. Эксперименту должно предшествовать изучение взаимоотношения между процессами роста и компонентами эндокринной системы, в частности, щитовидной железы, в нормально развивающемся организме. Однако в механике развития часто наблюдается обратное — приходится констатировать необходимость возврата к наблюдениям над закономерностями естественного процесса, для правильного понимания результатов эксперимента, т. е. к тому что должно было бы предшествовать эксперименту.

В настоящее время назрела необходимость в обстоятельных исследованиях у разных форм всего комплекса сложных взаимоотношений между процессами развития и эндокринной системой. Такие исследования создали бы хороший фундамент для построения теории, вскрывающей и объясняющей направленность в филогенезе изменения онтогенетических соотношений между гормональными и генетическими факторами. Каждое такое исследование должно включать ряд этапов, где описанию процесса и эксперименту должно быть уделено надлежащее внимание. А именно, первый этап — описание морфологических изменений в организме развивающегося животного на последовательных стадиях; принимается во внимание соотношение дифференцировки и роста, для учета последнего используются наиболее точные и объективные методы. Второй этап исследования должен охватить весь цикл изменений, которые претерпевает интересующий нас орган, в данном случае щитовидная железа, в процессе развития организма; учитывается при этом рост органа, дифференцировка его структуры, начало функции, изменение функции в разные периоды развития. Проводится анализ того, в какой мере изменения в активности щитовидной железы могут быть связаны с теми или иными особенностями процессов роста и дифференцировки организма. Третий этап — эксперимент экстирпации железы на тех стадиях развития, которые предшествуют наиболее существенным изменениям в функции органа и развитии организма, т. е. предшествуют периодам предполагаемой наибольшей гормональной детерминированности процессов морфогенеза. Последний, четвертый, этап исследования должен включить эксперименты введения животным, лишенным железы, гормона, отсутствие которого повлекло изменения в росте и дифференцировке организма.

Такие исследования должны охватить представителей разных классов позвоночных, а в пределах каждого класса — формы, отличающиеся характером и темпом развития. Весьма подходящим в этом отношении объектом являются птицы. Возможность, благодаря инкубации, подбора большого однородного материала явилась причиной того, что именно на птицах проведены основные исследования по росту (Шмальгаузен, 1935). В пределах класса птиц можно выделить две группы форм, отличающиеся по характеру и скорости развития. Одну группу составляют птенцовые птицы, развивающиеся с большой скоростью. Птенцы этих птиц в момент вылупления из яйца слабо дифференцированы: слепы, лишены перьевого покрова, не способны самостоятельно передвигаться, вскармливаются родителями, слабо реагируют на внешние раздражители. Другая группа — выводковые птицы. Птенцы выводковых птиц настолько дифференцированы, что почти сразу же после вылупления способны к самостоятельному, активному образу жизни. Их пуховой покров прекрасно развит, у некоторых форм уже в яйце начинают развиваться контурные перья. Период постэмбрионального развития у большинства выводковых птиц более длителен, чем у птенцовых; энергия их роста значительно меньше.

Изучение роста проводилось главным образом на выводковых птицах, особенно на видах, подвергшихся доместикации (куры, утки, гуси). Лишь

единичные исследования посвящены сравнительному изучению роста выводковых и птенцовых птиц (Kaufman, 1927; Лекторский и Ирихимович, 1936). В проводившихся нами сравнительных гистофизиологических исследованиях ряда компонентов эндокринной системы, в частности, щитовидной железы, было установлено, что характер формирования и функция эндокринных органов сильно отличаются у птенцовых и выводковых птиц. У птенцовых (голуби) в большей части постэмбрионального периода преобладает гиперфункция щитовидной железы. В период послезародышевого развития у выводковых птиц (куры), в соответствии с относительно небольшой скоростью общего роста и дифференцировки, не наблюдается значительных изменений в функции тиреоидного аппарата (Войткевич — 1934, 1935 а, б, в).

Эксперименты тиреоидектомии и тиреоидизации проводились так же преимущественно на доместицированных выводковых птицах (куры, утки). Было установлено, что в отсутствии гормона щитовидной железы общий рост тормозится, перьевой покров недоразвивается (Greenwood и Blyth, 1929; Лекторский и Кузьмина, 1936, и др.). Эффект тиреоидектомии на молодых птицах выражен тем сильнее, чем раньше произведена операция (Войткевич, 1938 в). В последнее время была осуществлена тиреоидектомия птенцовых птиц (грачи, скворцы), но в нашем распоряжении не было большого материала, достаточного для сравнительных выводов (Войткевич, 1939).

Из приведенного выше видно, что до сих пор не имеется обстоятельных исследований какой-либо из форм, где наблюдения за закономерностями нормального развития сочетались бы с экспериментом. Следовательно, нет еще достаточных материалов для проведения сравнения на основе которого можно было бы проследить эволюцию соотношения генетических факторов и гормональной индукции у разных форм. Только на основании сравнительного анализа достаточно обширного материала можно будет выяснить природу видовых различий в энергии роста. Можно будет выяснить в какой мере эти таксономические различия определяются уровнем гормональной активности эндокринного органа и факторами генетического порядка.

Изложенное выше побудило нас, в соответствии с намеченным планом, изучить закономерности развития у ряда форм, отличающихся характером морфогенеза. В данной работе было решено изучить закономерности и гормональную обусловленность процессов общего роста и дифференцировки у одного из наиболее типичных представителей птенцовой группы — большого баклана (*Phalacrocarax carbo* L.). Эта форма обладает очень высокой энергией роста. В короткий период постэмбрионального развития, немногим более 30 дней, эта птица заканчивает формирование и достигает нормальных размеров. Гнездование колониями является благоприятным условием для обеспечения наблюдений численно бо́льшим однородным материалом. Питание птенцов одной и той же пищей (рыба), втечение всего периода роста, исключало в значительной степени дополнительное влияние неспецифических факторов на рост.

План работы мыслился следующим образом. Вначале устанавливаются закономерности общего роста, изучаются особенности дифференцировки на разных стадиях формирования организма; параллельно прослеживаются рост и гистогенез щитовидной железы. Затем, на стадии предшествующей активным формообразовательным процессам, производится экстирпация щитовидных желез у птенцов разного возраста и регистрируются проявляющиеся отклонения в развитии. В параллельных опытах тиреоидизации устанавливается, в какой мере введенный извне гормон способствует восстановлению формообразовательных процессов.

Работа была проведена на базе Государственного Астраханского заповедника весной 1941 г. Весь материал для наблюдений и экспериментов был получен преимущественно из колонии на одном из островов, находившихся в четырех километрах от лаборатории.

2. Закономерности общего роста и дифференцировки

Для изучения роста были использованы птенцы, развивавшиеся в гнездах, а также воспитывавшиеся в лаборатории. Заранее, до вылупления птенцов, мы учитывали гнезда с тремя—четырьмя яйцами. Гнезда номеровались, дата вывода птенцов регистрировалась. Все это проделывалось в ночное время, с целью исключить возможность уничтожения яиц и молодых птенцов хищниками.

Птенцы большого баклана вылупляются в каждом гнезде неодновременно, примерно с суточным интервалом. Как правило, в каждом гнезде имелись птенцы различного возраста. Благодаря предварительному учету момента вылупления каждого птенца, мы могли, через равные промежутки времени, брать из различных гнезд нужное количество птенцов одинакового возраста. Оставшиеся в гнездах одиночные птенцы в дальнейшем из наблюдений исключались, поскольку эти птенцы оказывались в условиях более благоприятных для развития, чем обычно. Изъятие птенцов из гнезд проводилось последовательно через каждые пять дней.

В лаборатории каждая птица взвешивалась и затем умерщвлялась. Щитовидные железы и некоторые другие органы удалялись, взвешивались и помещались в фиксирующую жидкость. Одновременно производилось описание общего габитуса птицы. Взвешивания птенцов были начаты с поздних эмбриональных стадий (5 дней до вылупления) и продолжались до полного завершения роста. Общая продолжительность наблюдений за развитием птенцов большого баклана составила 50 дней, из них 45 дней относятся к постэмбриональному периоду. В результате мы располагали весовыми данными для десяти групп птиц разного возраста: от поздних стадий эмбриогенеза до окончания общего роста и дифференцировки. Всего в нашем распоряжении 188 особей, из них: 118 самцов и 70 самок. Данные для особей каждого пола обрабатывались отдельно. Для некоторых сравнений был привлечен материал, относящийся к 14 взрослым птицам.

В каждой возрастной группе вычислялись средние показатели веса. В дальнейшем, для установления закономерностей общего роста были произведены вычисления интенсивности и константы роста по методу, разработанному Шмальгаузеном (1935). При вычислениях возраст птиц учитывался от начала эмбрионального развития.

Расчеты производились по известным формулам:

$$C_v = \frac{\lg v_1 - \lg v}{(t_1 - t)\,0.4343} \quad \text{и} \quad K = C_v t,$$

где v_1 — вес птицы, v — вес птицы на предшествующей стадии роста, t — время, C_v — скорость и K — константа роста.

Весь цифровой материал по росту представлен в табл. 1, где приведены также средние величины константы для отдельных периодов роста.

При рассмотрении данных таблицы отчетливо выявляется неравномерность роста в период постэмбрионального развития. Скорость роста птицы на последней стадии эмбриогенеза и скорость роста в первый период после вылупления близки по своей величине. В это время птенцы слабо дифференцированы, а энергия роста наиболее высока. В дальнейшем, с усилением процессов дифференцировки, средняя величина константы роста уменьшается вдвое. В последние 20 дней учитываемого нами периода, когда процессы роста и дифференцировки вступают в фазу завершения, константа роста имеет наименьшую величину. Таким образом в росте большого баклана выявляются три периода с различной скоростью роста. Первый период охватывает время до наступления активной дифференцировки организма в целом и его частей. Второй период, когда процессы дифференцировки протекают с наибольшей интенсивностью, — характеризуется уменьшением скорости роста. В последний период средняя величина константы роста

Таблица 1

Вес, скорость роста и константа роста большого баклана

Возраст в днях от момента вылупления	♂♂				♀♀			
	Вес птицы в граммах	C_v	K	$\frac{\Sigma K}{n}$	Вес птицы в граммах	C_v	K	$\frac{\Sigma K}{n}$
5	5.4	2.034	5.086		5.4	2.051	5.128	
0	41.3	1.750	6.127	4.913	42.0	1.705	5.966	5.025
5	237.8	0.828	3.728		231.0	0.883	3.974	
10	544.5	0.569	3.132		558.7	0.626	3.443	
15	962.3	0.418	2.716	2.690	1015.0	0.338	2.200	2.822
20	1461.5	0.216	1.621		1466.0	0.117	0.877	
25	1814.0	0.106	0.903		1690.0	0.031	0.260	
30	2017.4	0.055	0.525	0.492	1742.6	0.007	0.067	0.535
35	2132.5	0.049	0.517		1754.5	0.048	0.499	
40	2240.0	0.002	0.025		1840.0	0.094	1.080	
45	2245.0				2021.0			

очень незначительна. Периодичность в интенсивности процессов роста в равной степени присуща особям обоего пола. Можно отметить, что у самок прирост массы тела с 25-дневного возраста и окончательные размеры меньше, чем у самцов.

Эмбрионы большого баклана на стадии перед вылуплением и вылупившийся из яйца голый беспомощный птенец мало отличаются друг от друга. Лишь к концу первого пятидневного периода постэмбрионального развития птенец начинает проявлять активность при захватывании пищи, приносимой родителями. К этому времени проявляется слабая двигательная реакция на внешние раздражители. Десятидневный птенец уже хорошо реагирует на появление родителей, производя при этом ритмичные движения головой и клювом, сопровождаемые характерным криком. Признаком усилившейся в это время общей дифференцировки организма является начало развития контурных ювенальных перьев на основных птерилиях. В следующие две недели развитие протекает настолько интенсивно, что птица приобретает способность самостоятельно передвигаться по гнезду и даже выходить на ветви дерева. Птенцы этого возраста самостоятельно захватывают рыбу, выброшенную родителями на край гнезда. Вскоре после этого молодые птицы приобретают способность перелетать на небольшие расстояния; в это же время при попадании птицы в воду проявляется изумительная видовая приспособленность к быстрому передвижению в воде и под водой. В возрасте 40—45 дней развитие птицы полностью заканчивается, по своему весу она не отличается от взрослых двухгодовалых половозрелых птиц.

Остановимся несколько подробнее на развитии перьевого покрова. Птицы вылупляются из яиц совершенно голыми. Кожа через некоторое время принимает синевато-черный цвет. На четвертый день жизни на дорзальной стороне тела появляется черный пух. Через день или два пух начинает пробиваться на вентральной поверхности и лишь затем на шее и голове. Пеньки контурных ювенальных перьев показываются из перьевых сумок на 10-й день после вылупления. Параллельно с ростом контурных перьев продолжается развитие первого пухового покрова, который позже на большинстве птерилий замещается пухом серого цвета. Развитие ювенального оперения на основных птерилиях происходит почти одновременно. Шея и голова покрываются мелкими контурными перьями с большим запозданием.

Ранее было показано, что между перьями разных партий в процессе развития существует определенная коррелятивная зависимость (Новиков, 1935). Поэтому, для упрощения техники учета скорости развития перьевого покрова, мы ограничились измерениями десятого первостепенного махового

пера у всех птиц на последовательных стадиях развития. Рост ювенальных перьев происходит синхронно с общим ростом. К окончанию последнего развитие контурных перьев заканчивается полностью. Типичная скорость роста крупных перьев (маховые и рулевые) сохраняется даже у тех птенцов, которые сильно отстали в общем развитии, или некоторое время голодали. Размеры развивающегося пера, особенно его дифференцированной части (опахало) для каждого возраста закономерно обнаруживали примерно одинаковую величину. Это обстоятельство позволило нам в дальнейшем пользоваться общими размерами десятого махового пера и размерами его опахала в качестве индикатора, гарантирующего точное определение возраста развивающейся птицы.

3. Рост щитовидной железы и других эндокринных органов

Топография щитовидных желез большого баклана в принципе не отличается от топографии одноименного органа у большинства других птиц. Правая доля железы расположена ниже левой. У молодых птенцов каждая доля имеет форму шара, сдавленного в дорзо-вентральном направлении. С возрастом форма железы значительно изменяется. Каждая доля вытягивается в каудально-краниальном направлении и по своей форме становится похожей на ячменное зерно.[1] Такое изменение формы органов у большого баклана имеет, повидимому, адаптивное значение. Вес обеих долей примерно одинаков, хотя неоднократно были отмечены случаи, когда левая доля была больше правой, иногда даже в несколько раз. Индивидуальные данные по весу щитовидных желез обрабатывались теми же методами, что и данные по общему росту. В результате, в параллель с общим ростом организма, мы могли сопоставить данные по весу эндокринного органа, в течение всего периода развития птицы. Одновременно с вычленением щитовидных желез мы брали и другие эндокринные органы, вес которых так же учитывался. В первую очередь нас интересовал гипофиз, так как известно, что функция интересующей нас щитовидной железы контролируется гипофизом. Поэтому сопоставление данных по росту, а позже микроскопической структуры, этих тесно, функционально связанных желез имело свой смысл. Изучение роста других эндокринных органов (тимус, надпочечники, гонады) позволило бы сделать вывод о том, в какой мере развитие щитовидной железы находится в соответствии с развитием других желез. В табл. 2 приведены данные по весу щитовидной железы и гипофиза.

Таблица 2

Вес и константа роста щитовидных желез и гипофиза

Возраст в днях от момента вылупления	Щитовидная железа				Гипофиз			
	Вес в мг	C_v	K	$\frac{\Sigma K}{n}$	Вес в мг	C_v	K	$\frac{\Sigma K}{n}$
0	6.6				1.9			
5	21.5	1.108	3.878		3.7	0.666	2.333	
10	73.5	1.229	5.531	4.056	8.2	0.796	3.581	3.066
15	124.2	0.501	2.758		14.9	0.597	3.285	
20	148.4	0.208	1.358		18.7	0.227	1.476	
25	180.3	0.188	1.410	1.455	21.3	0.130	0.976	1.447
30	217.8	0.189	1.606		26.6	0.222	1.889	
35	202.1	—0.075	—0.711		24.2	—0.009	—0.893	
40	192.3	—0.044	—0.467		24.6	0.002	0.168	0.245
45	153.6	—0.229	—2.636		25.3	0.028	0.322	

[1] Примерно такие же изменения претерпевает форма гипофиза.

В росте щитовидных желез наблюдается такая же периодичность, как и в росте всего организма. В первый период, когда энергия роста всего организма очень высока, развитие щитовидных желез происходит с наибольшей интенсивностью (константа—5.056). Во второй период, когда энергия роста всего организма уменьшается, а процессы общей дифференцировки усиливаются, происходит снижение интенсивности роста щитовидной железы. Надо полагать, что как раз в этот период усиливаются процессы дифференцировки структуры органа, в связи с активной функцией. В третий период наблюдается некоторая инволюция в размерах органа — вес щитовидной железы постепенно уменьшается. В это время энергия общего роста организма имеет наименьшую величину. Процессы дифференцировки организма и его частей вступают в этот период в фазу завершения. К окончанию периода роста вес щитовидной железы мало отличается от веса одноименного органа взрослой птицы, но он значительно меньше веса щитовидной железы развивающегося птенца на стадии активной дифференцировки.

Из табл. 2 видно, что рост гипофиза имеет такую же периодичность, как и рост щитовидной железы. Следовательно, две, связанные в своей функции, обладающие мощным морфогенным действием железы характеризуются тождественной периодичностью своего роста.

Данные по росту других эндокринных органов приведены в табл. 3.

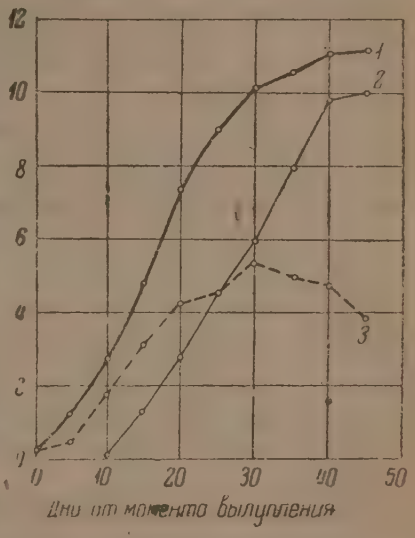


Рис. 1. Общий вес тела, вес щитовидных желез, размеры контурных перьев большого баклана в процессе роста. *1* — общий вес птицы (одно деление на оси ординат — 200 г); *2* — длина маховых перьев (одно деление — 10%); *3* — вес щитовидной железы (одно деление — 10 мг).

Таблица 3

Вес и константа роста тимуса, надпочечников и половых желез

Возраст в днях от момента вылупления	Тимус			Надпочечники			Гонады		
	Вес в мг	K	$\frac{\Sigma K}{n}$	Вес в мг	K	$\frac{\Sigma K}{n}$	Вес в мг	K	$\frac{\Sigma K}{n}$
0	70.1			9.8			9.3		
		8.425			6.037			2.006	
5	782.0		7.173	55.0		6.037	16.5		
		5.921			3.200			4.604	3.081
10	2915.5			112.0			45.9		
		3.119			3.111			3.722	
15	5140.5			197.2		3.011	75.3		
		2.984	2.751		2.720			1.992	
20	8135.4			290.6			102.3		
		2.149			1.373	1.243		0.462	
25	10835.0			349.0			108.8		
		0.418			1.214			0.348	0.473
30	11382.8			402.6			113.4		
		0.524			1.140			0.608	
35	12028.0		0.324	453.0			120.9		
		−0.561			0.156			3.040	
40	11402.0			459.8			161.5		2.940
		0.025			−0.566			2.838	
45	11453.0			437.7			206.7		

Рост тимуса и надпочечников протекает синхронно с общим ростом птицы. Периодичность в росте этих желез повторяет периодичность роста организма. В период наиболее высокой энергии общего роста константа роста тимуса имеет наибольшую величину в сравнении с другими железами

($K = 7.173$). К концу периода роста инволюция тимуса проявилась в незначительной степени.

Изменения в весе и периодичность в росте половых желез не дают полного представления о развитии этих органов, поскольку наши наблюдения охватывали лишь часть дофункционального периода их развития. В начале постэмбрионального развития в росте гонад наблюдается примерно такая же периодичность, как и в развитии других желез, но позже, когда развитие организма и исследованных нами желез прекращается, энергия роста гонад вновь увеличивается. Характерно, что в период активной дифференцировки организма (второй период), когда в параллель снижению общей энергии роста уменьшается величина константы всех эндокринных желез — снижается и энергия роста гонад. За исследованный нами период масса семенников увеличилась примерно в 20 раз, масса яичника — в 25 раз. Как правило, у самцов имелись значительные различия в размерах левой и правой гонады. Левый семенник часто был в 2—3 раза больше правого. Эти различия сохраняются и у взрослых особей. Гонады у самцов и самок большого баклана сильно вытянуты и имеют червеобразную форму.

Периодичность в росте щитовидной железы и других эндокринных органов позволяет сделать вывод о том, что рост эндокринных желез подчиняется общим закономерностям развития организма. Три периода с различной энергией роста в общем развитии организма имеют свое отражение в закономерностях формирования эндокринных желез, гормоны которых влияют на процессы морфогенеза организма.

4. Гистогенез щитовидной железы

Щитовидные железы птенцов большого баклана последовательных стадий развития, а также железы взрослых половозрелых особей фиксировались в жидкости Ценкера с формалином; затем заливались в парафин, срезы приготовлялись в 7—8 микронов. Часть срезов каждой доли щитовидной железы окрашивалась гематоксилином и эозином. Этот материал использовался для измерения структурных элементов органа. Другая часть срезов, служившая для выяснения качественных особенностей, обрабатывалась смесью Mallory с дополнительной подкраской азокармином, или кислым фуксином. Параллельно с описанием микроскопического строения производились с помощью окулярного микрометра измерения высоты эпителия и внутреннего диаметра фолликулов (по 50 измерений для каждой доли железы). Средние цифры для каждой серии, сопровождаемые качественной характеристикой, явились основанием для объективного суждения о функции интересующего нас органа втечение всего периода постэмбрионального развития.

Ранее нами было установлено, что одной качественной характеристики недостаточно для полного представления о деятельности щитовидной железы. В функционирующей железе (условно исключаем дофункциональный период и состояния дисфункции) высота клеток эпителия находится в прямой зависимости от интенсивности выведения гормональных начал в кровеносное русло. Внутренний диаметр фолликулов отражает в какой степени происходит в железе накопление коллоида, являющегося резервом гормональных начал. Физиологическая активность щитовидной железы в организме тем больше, чем выше клетки эпителия и чем меньше диаметр опорожняющихся фолликулов. Накопление коллоида, растяжение фолликулов и уплощение эпителия являются признаками понижения функции железы, т. е. характеризуют состояние, когда фаза накопления активных веществ в железе начинает преобладать над фазой их выведения в организм. Это было установлено на основании сопоставлений данных о микроструктуре железы с результатами биологических тестов.

Соотношение между эпителиальной частью и коллоидом в формирующейся, или функционирующей железе прекрасно может быть выявлено при сравнении рисунков, сделанных с помощью рисовального аппарата с одинаковых по площади участков срезов различных желез. Этот способ позволяет наглядно проследить динамику изменений в тиреоидном аппарате в процессе развития.

В табл. 4 представлены средние данные абсолютного и относительного веса органа, а также особенности микроскопического строения в период от поздних стадий эмбриогенеза до окончания роста. Для сравнения приведены материалы, характеризующие щитовидные железы взрослых птиц.

Таблица 4

Вес и микроскопическая структура щитовидных желез

Возраст в днях от момента вылупления	Вес щитовидной железы (обе доли)		Высота эпителия в микронах	Диаметр фолликулов в микронах
	в мг	в % к весу тела		
—5	0.6	0.0111	5.22	0.00
0	6.6	0.0110	5.46	7.39
5	21.5	0.0092	6.02	16.90
10	73.5	0.0115	6.80	23.85
15	124.2	0.0123	8.94	33.74
20	149.4	0.0102	8.30	33.43
25	180.3	0.0106	7.96	34.80
30	217.8	0.0116	7.58	40.39
35	202.1	0.0104	7.51	39.79
40	192.3	0.0094	7.75	39.18
45	153.6	0.0072	7.21	41.11
2 года ♀♀	131.2	0.0061	8.26	41.00
2 года ♂♂	149.5	0.0066	7.33	36.24

Как уже отмечалось выше, вес щитовидной железы в процессе развития изменяется синхронно с общим весом организма. В период усиления процессов дифференцировки и снижения энергии общего роста (10—15 дней после вылупления), относительный вес щитовидных желез имеет наибольшую величину.

В процессе развития, наряду с изменением размеров органа, происходят значительные изменения в его микроскопическом строении. Эмбриональная тиреоидная ткань образована эпителиальными тяжами, протоплазма клеток гомогенна и компактна, фолликулы отсутствуют. Маленькие одиночные фолликулы с плохо окрашивающимся коллоидом появляются и в тиреоидной ткани к моменту вылупления. С появлением птенца на свет дифференцировка фолликулярной структуры железы усиливается. Втечение первых 5—8 дней микроскопические изменения структуры еще таковы, что было бы преждевременно говорить о функции органа, а если она и имеет место, то уровень ее невысок. Щитовидная железа десятидневного птенца имеет наибольшее, за весь период развития, число фолликулов очень незначительных размеров. Очевидно к этому времени дифференцировка органа в основном заканчивается.

С десятого дня развития в структуре щитовидной железы происходят главным образом количественные изменения возникших ранее образований. Размеры фолликулов увеличиваются, накопление в них коллоида усиливается. Одновременно увеличивается высота клеток эпителия. Признаки гиперсекреции, как то: разжижение коллоида в фолликулах и вакуолизация протоплазмы клеток эпителия появляются несколько позже. В последующие пять

дней функция щитовидной железы усиливается. Щитовидная железа 15-дневного птенца находится в фазе гиперсекреции: высота эпителия имеет наибольшую, за весь период развития, величину (8.94 μ), разжижение периферической зоны коллоидной массы в фолликулах демонстрирует усиление резорбционных процессов. Эти признаки высокой активности наблюдаются и в щитовидных железах птенцов двух следующих возрастных серий. В это время увеличение размеров фолликулов прекращается (внутренний диаметр фолликулов в железах 15, 20 и 25-дневных птенцов одинаков), эпителиальные клетки высоки; другие признаки высокой активности органа сохраняются. По окончании этого периода появляются признаки уменьшения функции железы: высота эпителия уменьшается, резорбционные вакуоли в коллоидной массе встречаются реже, количество гомогенного коллоида в фолликулах увеличивается. Это вызывает увеличение размеров фолликулов и является причиной того, что вес органа в первую фазу снижения активности сразу не уменьшается, а, напротив, — увеличивается. С 30-го дня понижение функции щитовидной железы прогрессирует. Наряду с уменьшением абсолютного веса органа уменьшается и относительный вес; накопление коллоида в фолликулах влечет растяжение последних и уплощение эпителия. К концу процесса развития микроскопическая картина щитовидной железы по существу не отличается от таковой у взрослых половозрелых птиц.

Следовательно в изменениях микроструктуры интересующего нас органа, как и в его росте имеются три характерные фазы. Начальный период, заканчивающийся десятым днем жизни, характеризуется исключительно быстрым увеличением массы органа, завершающимся дифференцировкой структурных элементов. К концу этого периода приурочивается начало секреторной деятельности и усиление эвакуации активных начал в гуморальную среду. Вторая фаза, охватывающая время до 30-го дня жизни, характеризуется наиболее высокой активностью железы; признаки гиперсекреции в этот период наиболее сильно выражены. Третья фаза связана с началом второго месяца жизни, она охватывает период до полного окончания роста организма. Микроскопическая картина органа в это время имеет признаки постепенного перехода от гиперфункции к состоянию нормы.

Следует добавить, что в развитии тиреоидного аппарата у птенцов разного пола различий не было отмечено. В отношении взрослых птиц такого вывода сделать также нельзя; для окончательных выводов необходим больший материал, чем тот, которым мы располагали (14 особей). Относительный вес щитовидных желез взрослых птиц в два раза меньше, чем у молодых птиц в период их роста.

Наша характеристика динамики изменений микроструктуры щитовидных желез в процессе развития большого баклана была бы неполной, если мы не отметили некоторых различий от ранее изучавшихся форм. В фазу наиболее высокой активности (15—25 дней после вылупления) гиперплазия щитовидной железы большого баклана выражена в относительно меньшей степени, в сравнении с состоянием одноименного органа в ту же фазу, например, у голубя. Диапазон изменений высоты эпителия щитовидной железы большого баклана сравнительно невелик. В период наиболее сильной секреции и выведения гормона в кровь в железе сохраняется значительный резерв гомогенной коллоидной субстанции. Разжижение коллоида, выражающееся морфологически в вакуолизации и утрате им хромофильных свойств, охватывает небольшую по размерам периферическую зону коллоидной массы каждого фолликула.

Рассмотренные в этом разделе материалы являются достаточным основанием для вывода о совпадении отдельных фаз в формировании и функции щитовидной железы с периодичностью в общем развитии большого баклана. Период наиболее высокой энергии общего роста не сопровождается адэкватно повышенной функцией щитовидной железы. Именно в период фор-

мирования секреторного аппарата активность железы наиболее низка. Момент снижения энергии общего роста совпадает с началом перехода щитовидной железы в фазу гиперфункции. Как раз в следующий период, когда интенсивность процессов дифференцировки организма достигает максимума, а рост протекает с меньшей скоростью, уровень активности щитовидной железы наиболее высок и обогащенность организма тиреоидным гормоном достигает наивысшей степени. С 30-го дня жизни скорость общего роста и интенсивность дифференцировки постепенно уменьшаются, так как эти процессы вступают в период своего завершения. С этого же времени в структуре щитовидных желез наблюдаются признаки понижения уровня активности. Щитовидные железы молодых птиц, закончивших развитие, по своим размерам и структуре мало отличаются от желез половозрелых особей.

На основании этого, возможно допущение, что роль гормона щитовидной железы в процессах роста и дифференцировки большого баклана неодинакова. Рост организма протекает с большей интенсивностью на фоне наиболее низкой гормональной активности железы. Наличие в гуморальной среде тиреоидного гормона в известной концентрации необходимо, повидимому, для сохранения определенного уровня метаболизма на различных стадиях общего роста. Процессы дифференцировки организма, частным случаем которых является формирование оперения птицы, происходят в условиях значительной обогащенности организма гормоном щитовидной железы. Достоверность этих выводов могла быть проверена в эксперименте тиреоидектомии.

5. Рост и дифференцировка в условиях отсутствия гормона щитовидной железы

В свое время нами была подробно описана техника тиреидектомии птиц (Войткевич, 1939). Птицы укреплялись на операционном столе, повязками за конечности. В редких случаях, когда птенцы во время операции проявляли большую подвижность, нами применялся эфирный наркоз. Вычленение каждой доли сопровождалось усиленным тампонированием, что предотвращало необходимость накладывания лигатур на повреждаемые сосуды. Обе доли железы удалялись одновременно. Чистота удаления щитовидных желез проверялась после операции, затем повторно после окончания наблюдений, а также путем гистологического исследования тканей в области расположения желез. Операционная травма могла иметь лишь незначительное влияние на развитие, так как примерно через сутки после операции тиреоидектомированные птенцы по своему общему состоянию не отличались от контрольных. Часть оперированных птенцов воспитывалась в лаборатории, другая часть — возвращалась в гнезда.

Оперированные птенцы вместе с одновозрастными контрольными помещались в большие корзины. Для выживания оперированных птенцов существенными условиями являлись — высокая температура воздуха в помещении (33—35° С) и взаимное обогревание птенцов, находившихся в одной корзине. Все птенцы кормились свежей измельченной рыбой, через каждые 2 часа, втечение дня. Птенцы позднего возраста получали пищу 3—4 раза в день. Контрольные и подопытные птенцы сами пищу не брали, она искусственно вводилась через рот в пищевод. Количество даваемой каждый раз пищи в соответствии с возрастом увеличивалось.

Параллельно с лабораторными, мы вели наблюдения в природе над птенцами, которые после операции были помещены в гнезда. Подсадкой в гнезда обеспечивалось воспитание тиреоидектомированных птиц в оптимальных условиях. Первое время мы возвращали птенцов в те же гнезда, из которых они были взяты до операции. В дальнейшем, когда мы убедились, что при вскармливании бакланы не делают различий между собственными и чужими птенцами, подсадка тиреоидектомированных птенцов производилась в гнезда, расположе-

ние которых представляло удобства для наблюдений. В каждом гнезде с двумя оперированными птенцами находился контрольный птенец такого же возраста. Все птенцы были окольцованы. Птенцы, воспитывавшиеся в гнездах, как и находившиеся в лаборатории, периодически, через каждые 2 дня на третий, взвешивались. Одновременно протоколировались особенности в поведении, общий габитус и состояние перьевого покрова. Несмотря на ряд трудностей, которые имелись при подсадке молодых оперированных птенцов в гнезда, и в проведении длительных наблюдений в природе, нам удалось сохранить 11 тиреоидектомированных птенцов, которые позже были взяты в лабораторию.

Всего в нашем распоряжении было 56 птиц, живших достаточно длительное время после операции. Из них у 33 при вскрытии были найдены регенераты щитовидных желез разных размеров; 23 были тиреоидектомированы полностью. Тиреоидектомии были подвергнуты птенцы разных стадий, но основную массу подопытного материала представляли птенцы, оперированные через 5—10 дней после вылупления. Выбор птенцов для операций именно этого возраста был обусловлен соображениями, развитыми в предыдущей главе. Предполагалось, что эффект тиреоидектомии выявится в большей степени в том случае, если экстирпация щитовидных желез будет произведена до наступления фазы активной функции последних, т. е. до десятидневного возраста. Предполагалось далее, что удаление желез у птенцов более позднего возраста, ткани которых уже обогатились тиреоидным гормоном, не отразится сильно на интенсивно протекающих процессах дифференцировки и общего роста.

В развитии тиреоидектомированных птенцов, воспитывавшихся в лаборатории, и птенцов, находившихся продолжительный срок в гнездах, имели место примерно одинаковые отклонения от нормы. Развитие контрольных птенцов в лаборатории и в природе заметно не отличалось.

Это позволяло нам в дальнейшем изложении не делать ссылок на условия воспитания. Эффект тиреоидектомии в большей степени был выражен у птиц, оперированных через пять дней после вылупления. В соответствии с увеличением возраста птенцов в момент операции, уменьшалась степень отклонения от нормы в послеоперационный период. У молодых птиц, оперированных незадолго до окончания общего роста, вообще не удалось отметить каких бы то ни было отличий от контроля.

В табл. 5 приведены данные по росту группы птенцов, полностью тиреоидектомированных в пятидневном возрасте.

В развитии контрольных птиц, воспитывавшихся в лаборатории, наблюдается та же периодичность, как и в развитии птенцов в естественных условиях. Величины, характеризующие энергию роста, в том и другом случае примерно одинаковы. Иначе протекает процесс роста в отсутствии гормона щитовидной железы. В первый же период у тиреоидектомированных птенцов скорость роста сильно снижается. В следующий период энергия роста у подопытных птенцов не меньше, чем в контроле ($K = 2.374$). Отличия заключаются в том, что стадия с величиной константы роста, типичной в норме для второго периода, у тиреоидектомированных птиц более продолжительна. Следовательно, в результате тиреоидектомии, в известной мере сглаживается нормальная периодичность роста. Разница в весе между контрольными и птицами, тиреоидектомированными в пятидневном возрасте, наиболее велика к концу периода наблюдений. Средний вес птенцов опытной серии к этому моменту составил примерно половину веса контрольных. Отклонение от нормы у подопытных птиц, тиреоидектомированных в 10-дневном возрасте, меньше, чем у оперированных на предыдущей стадии. У птенцов, тиреоидектомированных через 20 дней после вылупления в период последующего развития, практически не наблюдались отклонения в росте от нормы. Тиреоидектомия молодых птиц на стадиях, близких к окончанию ро-

ста, как и следовало ожидать, не отразилась в какой-либо степени на энергии роста. При вскрытиях тиреоидектомированных птиц было обнаружено большое количество жира в полости тела и под кожей. Размеры печени у подопытных птиц, в связи с жировой инфильтрацией, в некоторых случаях превышали в два раза размеры того же органа у контрольных птиц. Эти явления в большей степени были выражены у птиц, тиреоидектомированных на ранних стадиях развития. Для характеристики роста организма в отсутствии гормона щитовидной железы эти данные имеют несомненное значение, так как показывают, что отклонения в росте от нормы имеют не только количественный, но и качественный характер.

Отметим одну интересную деталь. К концу опыта мы не были в состоянии обеспечить всех наших птиц свежей рыбой в достаточном количестве. Часть тиреоидектомированных и контрольных птиц была переведена на неполный рацион. В этот период птицы потеряли в весе. Уменьшение веса у контрольных птиц произошло в большей степени, чем у птиц, лишенных щитовидных желез, так что в некоторых случаях вес подопытных и контрольных птиц оказался почти одинаковым.

Наряду с удлинением периода с пониженной константой роста, у тиреоидектомированных птенцов имело место увеличение сроков дифференцировки организма, совпадающей в норме со вторым периодом роста. Дифференцировка птенцов, тиреоидектомированных наиболее рано, испытывала значительное торможение. Тиреоидектомированные вскоре после вылупления птенцы к концу периода наблюдений по своим внешним признакам имели сходство с нормальными птенцами более раннего возраста. Смена фаз птенцового поведения, столь отчетливо выраженная в норме, заметно нарушалась в результате тиреоидектомии. Наиболее рано тиреоидектомированные птенцы, как правило, долгое время сохраняли признаки поведения, свойственные птенцам стадии развития, следующей непосредственно за моментом операции. Подопытные птицы, достигшие 30—35-дневного возраста, издавали характерный крик, производили движения головой и брали пищу так же, как в два раза более молодые нормальные птенцы. Признаки агрессии, типичные в норме для баклана на стадии завершения роста, не проявлялись в поведении рано тирео-

Таблица 5

Вес тела и константа роста тиреоидектомированных и контрольных птенцов

Возраст в днях от момента вылупления	Контроль				Опыт			
	Вес в граммах	Cv	K	$\frac{\Sigma K}{n}$	Вес в граммах	Cv	K	$\frac{\Sigma K}{n}$
0	41				42			
3	120	1.074	5.906		128	1.114	6.128	
6	262	0.781	5.075	4.749	217	0.530	3.431	
9	494	0.634	4.756		230	0.058	0.436	
12	723	0.383	3.257		315	0.314	2.673	
15	890	0.208	1.974		450	0.357	3.388	
18	1230	0.323	3.397		589	0.269	2.827	
21	1420	0.144	1.651		690	0.158	1.819	
24	1635	0.141	1.661	1.909	860	0.220	2.752	2.374
27	1844	0.120	1.624		1032	0.182	2.461	
30	2010	0.086	1.250		1220	0.167	2.426	
33	2135	0.060	0.935		1373	0.118	1.830	
36	2139	0.002	0.031		1485	0.078	1.294	
39	2200	0.027	0.476	0.570	1520	0.023	0.408	
42	2210	0.045	0.838		1575	0.035	0.657	0.532

идектомированных птиц того же возраста. Повидимому, дифференцировка соответствующих элементов нервной системы, обеспечивающих нормальную рефлекторную деятельность птицы, испытывает торможение в отсутствии гормона щитовидной железы.

У тиреоидектомированных птиц имело место значительное отклонение от нормы в развитии перьевого покрова.

Изменения были как количественного, так и качественного порядка. Зависимость эффекта от времени операции и в этом случае была отчетливо выражена. Оперированные в пуховом наряде птенцы оставались голыми втечение всего периода развития. У этих птиц с большим запозданием появились маховые и рулевые перья, и перья плечевых птерилий. Все перья были дефектны: они были короче, опахало сильно сужено, скорость роста

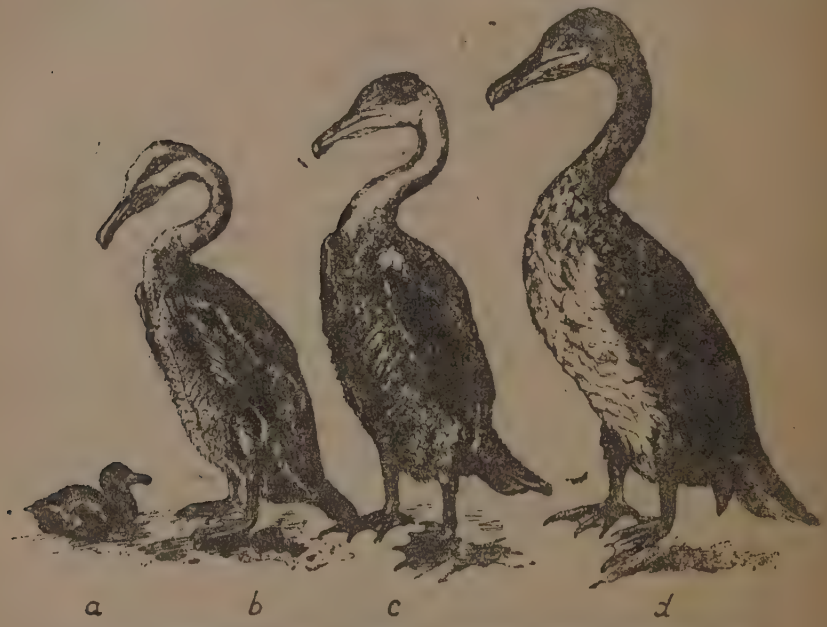


Рис. 2. 5-дневный птенец и три 35-дневных птицы. Слева направо: *a* — 5-дневный птенец; *b* — баклан, тиреоидектомированный в 5-дневном возрасте; *c* — баклан, тиреоидектомированный в 10-дневном возрасте; *d* — контрольный баклан.

была значительно меньше, чем в норме. Туловище и шея были покрыты редким серым пухом, более коротким на дорзальной стороне. Пуховой покров со временем обнашивался и не возобновлялся. У птиц, оперированных позже, нарушения в развитии контурных перьев на птерилиях дорзальной стороны тела были выражены сильнее, чем на вентральной. Выявлялась закономерная зависимость степени дефектности развивающихся перьев от ,того момента, когда производилась операция. Если удаление щитовидных желез предшествовало началу развития перьевых зачатков на данной птерилии то перья, как правило, вовсе не развивались, а если развитие и происходило, отклонения от нормы в размерах, форме и структуре были наиболее сильно выражены. Если момент тиреоидектомии совпадал с началом развития зачатков перьев, или развитие последних начиналось раньше, нарушения в скорости роста и формировании перьев проявлялись в меньшей степени. Известно, что закладка перьевых зачатков и их развитие на различных птерилиях у разных видов происходит неодновременно. У птенцов большого баклана

наиболее поздно оперяются голова и шея. Эти области у тиреоидектомированных птенцов оставались лишенными перьев даже в случае, когда операция проводилась сравнительно поздно (10—12 дней после вылупления).

Поскольку при ранней тиреоидектомии развитие перьев на некоторых птерилиях вовсе не происходило, возник вопрос является ли отсутствие тиреоидного гормона фактором, препятствующим закладке перьевых зачатков, или же и закладка таковых происходит, но отсутствуют условия для дальнейшего их развития. Ответ на этот вопрос был получен в результате гистологического исследования у тиреоидектомированных птиц тех областей кожи, которые продолжительное время оставались голыми. Из участков кожи приготовлялись сериальные срезы, при рассмотрении которых было установлено наличие в коже сформированных зачатков перьев, а также молодых пеньков с начавшими дифференцироваться бородками в апикальной части. Это позволило заключить, что отсутствие гормона щитовидной железы не является препятствием для осуществления первой стадии перообразовательного процесса — закладки зачатков и начальной фазы развития последних. Для дальнейшего развития необходимо присутствие в гуморальной среде организма тиреоидного гормона.

6. Опыты гормонального замещения экстирпированных желез

Для выяснения того, в какой мере изменения в росте и дифференцировке у подопытных птиц действительно явились следствием атиреоза, нами были

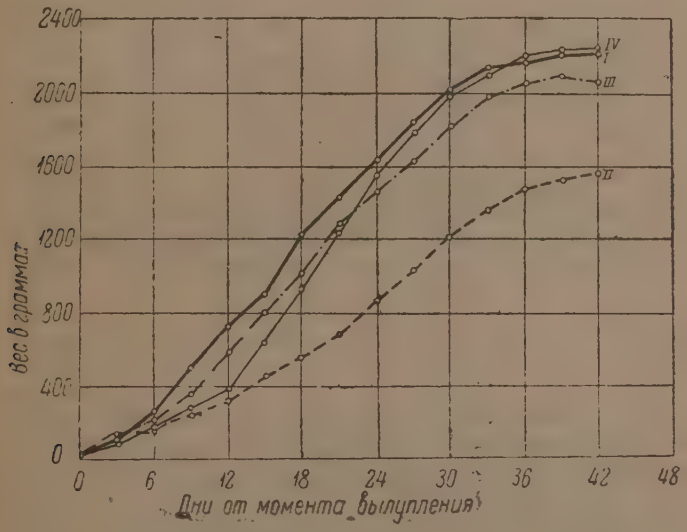


Рис. 3. Изменение общего веса в процессе развития большого баклана: *I* — контроль; *II* — птицы, тиреоидектомированные в 5-дневном возрасте; *III* — птицы, подвергавшиеся после тиреоидектомии хронической тиреоидизации; *IV* — птицы, у которых после операции произошла регенерация щитовидных желез.

проведены дополнительные опыты. Серия из четырех тиреоидектомированных в пятидневном возрасте птенцов была подвергнута хронической тиреоидизации. Каждая птица получала per os—препарат сушеной щитовидной железы (тиреоидин). Ежедневная дозировка тиреоидина: до 10-дневного возраста — 200 мг, в более позднем возрасте — 300 мг. Одновременно были проведены наблюде-

ния за развитием птенцов, у которых имела место регенерация щитовидной железы.

Таким образом, в первом случае в организме тиреоидектомированной птицы искусственно создавалась заведомо избыточная концентрация гормона щитовидной железы. Во втором случае — количество поступающего из регенерирующей железы гормона, несомненно, было меньше того, какое поступает из нормально сформированной щитовидной железы, на соответствующей стадии развития. Микроскопическое строение регенератов разных размеров всегда характеризовалось признаками гиперфункции. Одновременно с процессом новообразования типичной структуры в регенерирующем органе проис-

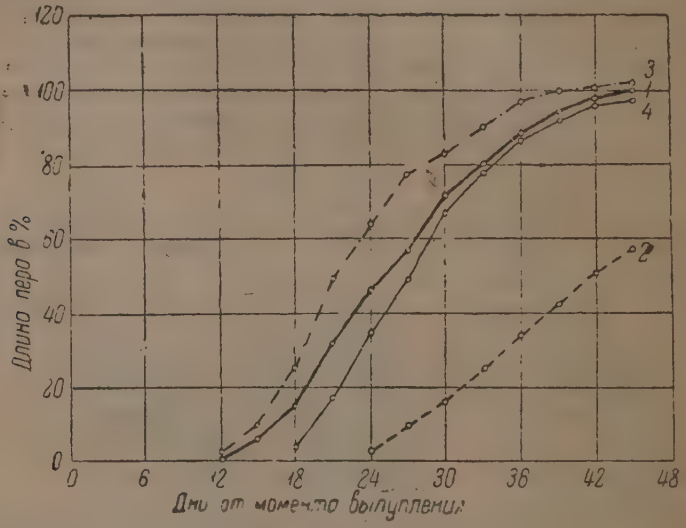


Рис. 4. Рост маховых перьев в процессе развития большого баклана. *1* **— контроль;** *2* **— тиреоидектомированные птицы;** *3* **— птицы, получавшие после тиреоидектомии тиреоидин;** *4* **— птицы, у которых после операции произошла регенерация тиреоидной ткани.**

ходила усиленная секреция и эвакуация активных начал в гуморальную среду организма. В табл. 6 приведены данные по весу птиц двух дополнительных серий.

В условиях хронической тиреоидизации рост птенцов, лишенных щитовидных желез, восстанавливался. Правда, вес птенцов этой группы несколько отличался от веса контрольных, но это должно быть отнесено на счет явлений, обычно сопутствующих состоянию гипертиреоза. Активация метаболизма при хронической тиреоидизации достигает такой степени, что несмотря на повышенную прожорливость, птенцы этой серии к концу периода наблюдений не имели совершенно жировых отложений под кожей и в полости тела.

У неполно тиреоидектомированных птенцов в первый период после операции, когда размеры регенерирующих желез были еще невелики, отставание в росте от контроля было довольно значительно. Позже, повидимому, в связи с усилением отдачи гормона из регенератов, скорость роста постепенно возрастала. К концу периода наблюдений вес и общий габитус неполно тиреоидектомированных птиц практически не отличались от нормы.

Различие в концентрации гормона в гуморальной среде у птенцов этих дополнительных серий отразилось так же на скорости перообразовательных процессов. При избытке тиреоидного гормона перья с нормальной формой и структурой развивались с большей скоростью, чем в норме. У неполно

тиреоидектомированных птенцов рост зачатков перьев начинался с запозданием. Причиной являлось, очевидно, отсутствие гормона в первый период роста. Если же в кровь и поступало какое-то количество гормона из начавшего образовываться регенерата, то, повидимому, оно не достигало минимума, необходимого для активации перьевых зачатков. В дальнейшем рост и дифференцировка структуры происходили с нормальной скоростью. Эти данные показывают, что при минимальных концентрациях гормона щитовидной железы, недостаточных для восстановления нормальной скорости общего роста организма, скорость формирования перьевого покрова восстанавливается полностью.

Материалы двух дополнительных серий опытов показали, что отклонения от нормы в росте и дифференцировке молодой птицы после тиреоидектомии должны рассматриваться как специфический результат атиреоза.

Таблица 6

Вес и константа роста тиреоидизированных после тиреоидектомии и неполно тиреоидектомированных птенцов баклана

Возраст в днях с момента вылупления	Тиреоидизированные после тиреоидектомии				Неполно тиреоидектомированные			
	вес в граммах	C_v	K	$\frac{\Sigma K}{n}$	вес в граммах	C_v	K	$\frac{\Sigma K}{n}$
0	41				41	1.057	5.814	4.962
3	125	1.115	6.131		118	0.632	4.108	
6	230	0.610	3.964		222	0.074	0.555	0.555
9	361	0.451	3.381		239	0.589	4.156	
12	375	0.038	0.032		390	0.484	4.598	
15	808	0.768	7.292	7.292	633	0.372	3.906	3.614
18	1012	0.225	2.363	2.551	918	0.290	3.335	
21	1284	0.238	2.740		1227	0.246	3.075	
24	1443	0.117	1.459		1570	0.134	1.809	1.608
27	1622	0.117	1.575	1.487	1795	0.097	1.406	
30	1820	0.115	1.670		1980	0.056	0.868	
33	1972	0.080	1.243		2094	0.031	0.511	
36	2046	0.037	0.607	0.163	2160	0.029	0.507	0.504
39	2082	0.017	0.304		2225	0.007	0.129	
42	2035	—0.023	0.422		2240			

7. Обсуждение результатов наблюдений и экспериментов

Параллельное изучение закономерностей общего роста и особенностей формирования интересующего нас эндокринного органа у большого баклана позволило установить, а затем подтвердить в эксперименте, наличие каузальной зависимости роста и дифференцировки от гормона щитовидной железы. Несовпадение во времени периодов наиболее интенсивного роста и гиперфункции щитовидной железы послужило основанием для предположения, что типичная периодичность в росте баклана не находится в прямой зависимости от функции тиреоидного аппарата. Опыты тиреоидектомии показали, что известное значение в детерминации особенностей общего роста принадлежит гормону щитовидной железы. В отсутствии щитовидной железы периодичность общего роста нарушается.

В проводившихся ранее опытах тиреоидектомии ряда птиц с иным таксономическим положением было установлено, что задержка общего развития в условиях атиреоза наиболее сильна у тех форм, у которых темп роста невелик, а период постэмбрионального развития охватывает значительный срок. Торможение общего роста у тиреоидектомированных утят и цыплят было на-

столько значительно, что к моменту окончания роста подопытные птицы были в несколько раз меньше контрольных. Следует заметить, что в процессе нормального развития этих птиц изменения в функции щитовидной железы не так значительны, как у форм с большой скоростью роста, т. е. у птиц птенцовой группы (голубь, грач, галка). В период усиления процессов дифференцировки у этих птиц в щитовидной железе отчетливо выражены признаки гиперплазии. У птенцовой группы период с наибольшей энергией роста не совпадает с периодом высокой активности щитовидной железы. Наступающее в результате тиреоидектомии торможение общего роста у них выражено слабее, чем у выводковых.

Развитие птенцов большого баклана в норме происходит с большой скоростью. После тиреоидектомии наступает отчетливое торможение общего роста, но степень этого торможения сравнительно невелика. У подопытных птиц пропорциональность в развитии частей организма заметным образом не нарушалась. Можно лишь отметить, что в результате жировой инфильтрации, размеры некоторых внутренних органов сильно увеличивались в сравнении с нормой. Возможно допущение, что довольно высокая энергия роста у тиреоидектомированных птиц в какой-то мере может быть отнесена на счет гормона щитовидной железы, сохраняющегося в крови некоторое время после операции, или гормона, вводимого с пищей извне.

Возможность сохранения в тканях организма тиреоидного гормона после удаления щитовидных желез, конечно, полностью не исключалась. Гормон щитовидной железы действительно может сохраняться в тканях, но очень непродолжительный срок, даже в тех случаях, когда он вводится извне в больших дозировках (Войткевич, 1937). У наших подопытных птиц куммуляция в тканях тиреоидного гормона, в количестве достаточном для морфогенного действия, не имела места. Операция у большинства птенцов производилась как раз в тот период, когда дифференцировка тиреоидного аппарата еще не закончилась и период высокой функциональной активности еще не наступил. Сохранение относительно высокой энергии роста у птенцов баклана после тиреоидектомии нельзя так же отнести на счет веществ, вводимых с пищей. Возможно допущение, что некоторое количество гормона щитовидной железы присутствовало в тканях рыбы, служившей единственной пищей у подопытных и контрольных птиц. Концентрация гормона в тканях рыбы, по вполне понятным причинам, не могла быть велика. Несомненно, что этот гормон очень быстро разрушался под влиянием высокоактивных ферментов пищеварительного тракта баклана. Если все же допустить возможность присутствия гормона в гуморальной среде тиреоидектомированных птиц, в небольшой концентрации, то гормон легко мог быть обнаружен с помощью чувствительного индикатора, каким являются прекратившие развитие зачатки мелких перьев тиреоидектомированных птиц.

У других форм из группы птенцовых птиц, с иным пищевым режимом, также не происходило сильного отклонения в скорости роста после удаления щитовидных желез. У тиреоидектомированных птенцов грача отставание в росте в сравнении с контролем было невелико. В скорости общего роста у птенцов скворца, после удаления щитовидных желез, практически не наблюдалось отклонения от нормы. Следовательно, у разных форм птенцовых птиц, близких по характеру эмбрионального и постэмбрионального развития, процессы общего роста организма относительно слабо детерминированы гормоном щитовидной железы.

Процессы общей дифференцировки организма и развитие покровов у большого баклана находятся в значительной зависимости от щитовидной железы. Совпадение периода усиленной дифференцировки организма с фазой наивысшей активности щитовидной железы и нарушение процессов морфогенеза, при выключении этого органа, подтверждают такое заключение. Тиреоидектомированные птенцы баклана долгое время после операции сохраняют признаки

свойственные птенцам более ранних стадий. Они лишены перьевого покрова, за исключением крыльев и хвостовой области. В их поведении, даже на поздних стадиях развития, проявляются особенности более молодых птиц.

Торможение процессов дифференцировки у тиреоидектомированных птенцов большого баклана выражено не в меньшей степени, чем у других птенцовых птиц. Нарушения в развитии оперения после экстирпации щитовидных желез столь же характерны для баклана, как и для выводковых птиц. Во всех случаях, при вариации момента тиреоидектомии, наблюдается одинаковая закономерность: чем раньше произведена операция, тем сильнее отклонение от нормы в формировании перьевого покрова. Наибольшее нарушение в развитии перьев происходит на тех птерилиях, на которых развитие перьевых зачатков совпадает во времени с моментом тиреоидектомии или происходит позже.

Совокупность рассмотренных выше данных позволяет заключить, что в постэмбриональном развитии большого баклана степень детерминированности гормоном щитовидной железы процессов роста и дифференцировки неодинакова. Рост с наибольшей энергией происходит при низком уровне гормональной активности щитовидной железы. При удалении последней отклонения в росте от нормы сравнительно невелики. Дифференцировка осуществляется в условиях сильной обогащенности организма тиреоидным гормоном. Экстирпация щитовидных желез сопровождается значительными нарушениями процессов дифференцировки. Следовательно, типичная для птенцовых птиц высокая энергия роста является возможно видовым признаком, в реализации которого гормональным факторам принадлежит относительно небольшая роль. Процессы дифференцировки организма обнаруживают бо́льшую зависимость от функции щитовидной железы.

8. Выводы

1. Целью настоящего исследования являлось установление закономерностей роста и дифференцировки *Phalacrocarax carbo* L., в период постэмбрионального развития, и выяснение степени детерминированности этих процессов гормоном щитовидной железы.

2. Методом взвешивания через пятидневные интервалы был прослежен рост птенцов как воспитавшихся в лаборатории, так и бравшихся периодически из гнезд: скорость общей дифференцировки учитывалась главным образом по качественным признакам.

3. Наблюдения охватывали период в 50 дней: от стадии развития за пять дней перед вылуплением до полуторамесячного возраста.

4. В развитии бо́льшого баклана установлены три периода с различной энергией роста: период с наивысшей энергией роста — до 10-дневного возраста, период с уменьшенной скоростью роста — до 25 дней, период с наименьшей константой роста — до завершения процессов развития.

5. Смена основных фаз птенцового поведения совпадает с периодичностью в общем росте.

6. Массовый рост перьев приурочивается к моменту первого снижения константы общего роста. Развитие контурных перьев на всех птерилиях происходит наиболее интенсивно в период от 10-го до 25-го дня после вылупления.

7. Рост щитовидной железы, так же как и рост других эндокринных органов, протекает синхронно с общим ростом организма. Период высокой функции этого органа совпадает во времени с периодом наиболее активной общей дифференцировки. Развитие в первый период, когда энергия роста наиболее высока, происходит на фоне низкой гормональной активности дифференцирующейся щитовидной железы.

8. Каузальная зависимость между процессами общего роста и дифференцировки в различные фазы постэмбрионального развития и щитовидной же-

лезой была установлена в результате эксперимента тиреоидектомии. Из 56 оперированных, полная тиреоидектомия была достигнута у 23 птенцов.

9. Выключение щитовидных желез вызывало некоторое снижение энергии общего роста. Торможение роста было тем сильнее, чем раньше производилась операция (пятый день после вылупления).

10. В отсутствие гормона щитовидной железы типичная смена фаз птенцового поведения нарушалась. Птенцы тиреоидектомированные в пятидневном возрасте долгое время сохраняли признаки „птенцовости", присущие птенцам следующей после операции стадии развития.

11. Развитие контурных перьев у тиреоидектомированных птенцов в наибольшей степени тормозилось на тех птерилиях, на которых развитие перьевых зачатков происходило после тиреоидектомии. Операция в позднем возрасте, незадолго до окончания общего роста, не отразилась заметным образом на формировании перьевого покрова. Перья тиреодектомированных птенцов отличались от нормальных по размерам, форме и скорости роста.

12. При введении тиреоидектомированным птенцам гормона щитовидной железы извне, или при регенерации собственных щитовидных желез, рост организма и перьевой покров восстанавливались до нормы. При минимальном количестве тиреоидного гормона происходило восстановление нормальной скорости формирования покровов, тогда как некоторое торможение общего роста сохранялось.

13. Роль гормона щитовидной железы в процессах роста и дифференцировки большого баклана неравнозначна. Рост организма в норме происходит с наибольшей скоростью при низком уровне гормональной активности железы. Дифференцировка организма, совпадающая с уменьшением энергии общего роста, осуществляется в условиях гиперфункции щитовидной железы.

14. В отсутствие гормона щитовидной железы наибольшее торможение испытывает дифференцировка организма, в то время как отклонения от нормы в общем росте проявляются в относительно меньшей степени.

15. У разных представителей группы птенцовых птиц, отличающихся скоростью постэмбрионального развития, гормональная детерминированность общего роста различна; процессы дифференцировки определяются тиреоидным гормоном примерно в одинаковой степени.

16. Соотношение факторов гормональной и генетической детерминации общего роста организма в филогенезе птенцовых птиц, повидимому, изменялось в направлении увеличения роли генетических факторов.

Кафедра общей биологии
Казахского медицинского института
Алма-Ата

Поступило
21 октября 1944

ЛИТЕРАТУРА

Васильев Ю. А. и А. А. Войткевич. Докл. АН СССР, 22, 6, 1939.
Войткевич А. А. Тр. Инст. морфоген., 2, 1934; Докл. АН СССР, 19, 6—7, 1938а; Тр. Инст. морфоген., 6, 1938б; Докл. АН СССР, 21, 4, 1938в; Изв. АН СССР, сер. биол., 3, 1939.
Лекторский И. Н. и А. И. Ирихимович. Тр. Инст. морфоген., 4, 1936.
Лекторский И. Н. и Н. А. Кузьмина. Тр. Инст. морфоген., 4, 1936.
Новиков В. Г. Зоол. журн., 13, 1934.
Шмальгаузен И. И. Рост животных, 1935.
Greenwood A. W. and J. S. S. Blyth. Proc. Roy. Soc., Edinburgh, 49, 1928—1929.
Kaufman L. Biol. Generalis, 3, 1927.

A. A. VOITKEVICH. ROLE OF THE THYROID GLAND HORMONE IN THE PROCESS OF GROWTH AND DIFFERENTIATION OF THE *PHALACROCARAX CARBO* L.

SUMMARY

1. The object of the investigation described in this paper was to establish the regularities of growth and differentiation of the *Phalacrocarax Carbo* L. during its postembryonic development, and to find out to what extent these processes are determined by the thyroid gland hormone.

2. Growth of the young either bred in the laboratory or periodically taken out of nests was checked by means of weighing them every five days; the rate of general differentiation was derived mainly from qualitative characteristics.

3. Observations covered a period of fifty days, beginning five days before hatching and lasting up to one and a half month.

4. In the development of a large cormorant three periods have been distinguished differing in the growth rate; the latter is the greatest during the first period lasting until the chicken is ten days of age; the second period is characterized by a decreased rate of growth and lasts up to 25 days, and the third one — with the minimum growth constant — up to the completion of the developmental processes.

5. Changes in the main phases of chicken behaviour coincide with the periodicity of the general growth.

6. Total growth of the plumage falls in with the first decline of the general growth constant. Development of the contour feathers on all of the pterylae is most intensive between the 10 th and the 25 th day of age after hatching.

7. Growth of the thyroid gland, as well a that of the other endocrinic organs, proceeds synchronously with the general growth of the organism. Highly intensive functioning of the thyroid gland coincides in time with the most active processes of general differentiation. Low hormonal activity of the gland, while differentiating, corresponds to the first period when the rate of growth is the highest.

8. A causal relationship between the processes of growth and differentiation, in various phases of the postembryonic development, and the function of the thyroid gland was established as a result of experimental thyroidectomy. Complete thyroidectomy was obtained in 23 cases out of 56.

9. Elimination of the thyroid gland called forth a certain decrease in the growth rate. Inhibition of growth was the stronger, the earlier the operation was performed (as early as on the fifth day after hatching).

10. In the absence of the thyroid gland, disturbances were observed in the typical phases of the chicken behaviour. Chicks thyroidectomized on the fifth day of age preserved for a long time features of „chickenhood" that usually pertain to the period following the operation.

11. Development of the contour feathers in birds subjected to the thyroidectomy was inhibited to the greatest extent on those pterylae where the development of the anlages of feathers proceeded after the operation. If performed at an older age — a short time before completion of general growth, — the thyroidectomy did not noticeably affect the development of plumage. Feathers of the thyroidectomized chickens differed from the normal ones in size, form and rate of growth.

12. Artificial introduction of the thyroid gland hormone into the thyroidectomized birds, or the regeneration of their own thyroid glands, led to the restitution of the normal growth and to the restoration of plumage. When minimum quantities of the thyroid hormone weve used restoration of normal growth of plumage nevertheless followed, while certain inhibition of general growth was still maintained.

13. The role of the thyroid gland hormone is not identical in the processes of growth and differentiation. Growth of the organism under normal conditions proceeds at its maximum rate under low hormonal activity of the gland, where as the differentiation of the organism, coinciding with the decrease of the growth energy, proceeds under conditions of the hyperfunction of the thyroid gland.

14. In the absence of the thyroid gland the differentiation processes suffer maximum inhibition, whereas deviations from normal growth occur more seldom.

15. In different representatives of the chicken bird group characterized by a rapid postembryonic development, the hormonal determination of the general growth is different. The differentiation processes are determined by the action of the thyroid hormone in all cases equally.

16. In the phylogenesis of the chicken birds the correlation of factors of hormonal and genetic determination of general growth has presumably been changing in the direction of an increase of the part played by the genetic factors.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СОЮЗА ССР
BULLETIN DE L'ACADEMIE DES SCIENCES DE L'URSS
Отделение биологич. наук № 1, 1945 Classe des sciences biologiques

Д. К. ТРЕТЬЯКОВ

КЛАССИФИКАЦИЯ ПРИМИТИВНЫХ КОСТИСТЫХ РЫБ

(*Представлено академиком* И. И. Шмальгаузеном)

Классификация костистых рыб не достигла до сих пор устойчивости. Goodrich в своих системах 1909 и 1930 гг. на первое место ставил тонкочешуйных (*Leptolepidiformes*), а за ними карпообразных. Jordan (1923) и Kyle (1923) уделяли то же место сельдеобразным. Л. С. Берг (1940) в своем труде „Система рыбообразных и рыб, ныне живущих и ископаемых" (1940) начал систему костистых рыб с отряда сельдеобразных, которому дал очень широкие рамки, объединив в нем 19 подотрядов.

Однако при такой широкой трактовке автор сам заметил, что его отряд *Clupeiformes* представляет сборную группу, „отдельные члены которой сильно разнятся анатомически и со временем, без сомнения, будут выделены в особые отряды". Я считаю возможным такое разукрупнение указанного отряда уже в настоящее время, если к использованным систематиками морфологическим признакам присоединить отношения черепных костей к проходящим в них сейсмосенсорным каналам. Берг уже в своем труде обнаружил склонность посвятить им больше внимания, чем это обычно бывало до сих пор.

В строении черепа карпа обращает на себя внимание особая форма костной жаберной крышки, передний угол которой имеет вид плоского отростка с округленным передним краем. Он помещается между крылоушной костью и верхним концом вертикальной половины предкрышки, тесно примыкая к последней. От крылоушной он отделен кожной полоской и мышечным слоем. Такой же отросток, располагающийся над суставной ямкой медиальной стороны крышки, замечается у прочих карповых.

Я предлагаю назвать его надпредкрышечным (processus supraopercularis). Изучая расположение сейсмосенсорных (слизевых) каналов в черепе карповых, я установил, что указанный отросток пронизывается верхним участком подъязычно челюстного канала, присоединяющегося к заднеглазничному каналу сквозь отверстие в крылоушной кости. До него канал достигает, выступая из верхнего края надпредкрышечного отростка в упомянутую кожную полоску. В ней он обладает только фиброзной стенкой.

Прохождение канала сквозь отросток обусловливает наличие в нем трех отверстий: одно из них принадлежит нижнему краю отростка, открываясь на наружной стороне крышки точно над суставной ямкой, другое же заметно по ходу канала на середине вышины (ширины) отростка, а третье представляет собой уже упомянутое и лежащее на верхнем крае отростка. Сквозь нижнее отверстие канал вступает в отросток, выходя из предкрышки; сквозь среднее отверстие присоединяется внешний каналец.

Форма надпредкрышечного отростка у различных видов карповых обнаруживает несущественные различия. Его развитие связано со значительным развитием прикрепляющихся в этом месте пучков мускула расширителя жаберной крышки (musculus dilatator operculi). Что же касается прохож-

дения здесь участка подъязычночелюстного канала, то оно может получить объяснение путем сравнения отростка с гомологичными ему черепными элементами других рыб.

У некоторых карповых я нахожу здесь более сложные отношения; примером служит лещ. У него над надпредкрышечным отростком (рис. 1) замечается короткая тонкостенная трубочка (*tu*), сквозь которую проходит канал после выхода его из указанного отростка до заднеглазничного канала. Эта косточка включена в глубокий фиброзный слой кожи.

Bruch (1861) в своем описании черепа европейского лосося (*Salmo salar* L.) указал и изобразил над верхним концом предкрышки узкую, стоящую вертикально косточку, назвав ее надкрышкой (supraoperculum). Holmgren и Stensio обратили в 1936 г. внимание на отношение этой косточки к подъязычно-челюстному каналу и назвали ее надпредкрышкой (suprapraeoperculum). У тихоокеанской нерки (*Oncorhynchus nerca* Walbaum) я нахожу такой же элемент в виде узкой, слегка спирально-изгибающейся костной трубочки. Она охватывает собой участок подъязычно-челюстного канала, упирается своим верхним концом в латеральный валик крылоушной кости, а нижним концом прочно прикреплена к предкрышке. От ее основания поднимается косо вперед более короткая костная пластинка. У кеты та же косточка почти прямая.

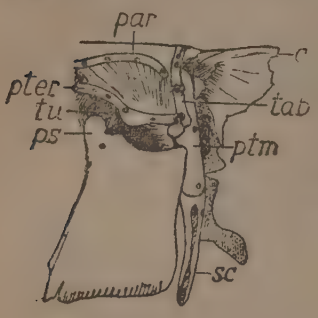


Рис. 1. Надпредкрышечный отросток крышки леща *(Abramis brama)* среди соседних черепных костей. *c* — гребень верхнезатылочной кости; *par* — теменная кость с порами на горизонтальном валике теменной ветви надглазничного сейсмосенсорного канала и на восходящем по заднему краю валике надвисочного канала; *pter* — крылоушная кость с порами на горизонтальном валике заднеглазничного канала; *ps* — надпредкрышечный отросток; *ptm* — задневисочная кость; *sc* — надключичная кость; *tab* — табличная кость; *tu* — трубчатая косточка.

Ни трубки, ни пластинки я не обнаружил ни у белорыбицы (*Stenodus leucychthys* Pall.), ни у хариуса (*Thymallus thymallus* L.). У этих рыб указанный канал пересекает над предкрышкой довольно широкую кожную полоску. Обладая одной фиброзной стенкой, он обусловливает при подсыхании кожи появление вертикального желобка на последней.

У вида *Chirodon unitaeniatus* из подотряда харациновидных я нахожу надпредкрышку, подобную таковой лососевых, в виде тонкостенной костной трубочки. Она отходит от верхнего конца надпредкрышки, но не достигает до крылоушной кости, в силу чего подъязычно-челюстной канал продолжается от надпредкрышки до заднеглазничного канала под защитой лишь фиброзной стенки в соответствующей кожной полоске. У другого же вида из харациновидных, у *Tetragonurus rutilus* он прерывается надпредкрышкой не сообщаясь с заднеглазничным каналом. Нет и надпредкрышки.

У обычного сома вертикальная часть этой кости, как у предшествующих рыб не достигает до крылоушной кости. Подъязычно-челюстной канал все же, по моим наблюдениям, не прерываясь, продолжается в коже до заднеглазничного канала. В его фиброзной стенке с медиальной стороны я нахожу узкий решетчатый костный желобок. Он, очевидно, представляет собой рудимент надпредкрышки.

Итак, у карпообразных и у лососеобразных крышка может быть двойной по составу, имея над своим большим нижним отделом значительно меньший, склонный к рудиментарности и исчезанию. Двойственный состав ее характеризует еще рыб подотрядов *Phractolaemoidei* и *Chanoidei*, относимых к сельдеобразным, но я считаю их заслуживающими выделения в самостоятельный отряд.

По описанию Ridewood (1904, 1905), у тех и у других предкрышка разделена на верхний меньший участок (supraptaeoperculum) и больший — нижний (infraptaeoperculum), причем оба имеют вид костных пластинок. Надпредкрышка отчасти помещается над крышкой. Сквозь передний край ее проходит канал. По описанию автора, он представляет собой ветвь канала, спускающегося из pteroticum (крылоушной) кости в предкрышку. По моему мнению, это сам подъязычно-челюстной канал, пронизывающий своим верхним участком предкрышку близко к ее переднему краю, как пронизывает он предкрышечный отросток у карповых. Строение предкрышки у *Phractolaemoidei* осложняется еще тем, что горизонтальная часть ее стала самостоятельной, третьей костью предкрышки, сохраняя в себе канал. Ridewood описал ее как межкрышку (interoperculum), и Берг, несомненно, прав, считая ее горизонтальной частью предкрышки (1940, стр. 229).

Хотя по внешности костная трубочка, выше надпредкрышечного отростка у леща похожа на надпредкрышечную кость лосося, я считаю ее отделившейся от указанного отростка вторичным путем, как это бывает с подобными же трубчатыми косточками на других каналах.

Составную предкрышку нужно считать архаической чертой в строении черепа указанных рыб. В ней повторяется двойственный состав предкрышки у вымерших триасовых *Bobastranidae*, описанных Stensio в 1932 г., и у *Picnodontiformes*, сохранившихся от верхнего триаса до нижнего эоцена. У тех и у других надпредкрышка не смещена на крышку, а остается над предкрышкой, которая превосходит первую своим размером.

Среди эоценовых сельдеобразных родов *Notoleps* и *Megalops* (тарпоны) Woodward (1901) отметил формы, обладающие предкрышкой с отчлененным от нее посредством горизонтального шва верхним участком, очевидно, соответствующим надпредкрышке. У современного *Elops* остался, по указанию Gregory (1933), намек на слияние подобного участка с надвисочной (табулярной) костью. Он же у арапаимы имеет вид пластинчатой кости, занимающей по отношению к крышке такое положение, в каком находится надпредкрышечный отросток ее у карповых. Берг в объяснении к заимствованному от Ridewood рисунку черепа арапаимы обозначил указанную кость как tabulare (?) (1940, стр. 253, фиг. 146), хотя на самом рисунке та же кость показана как надпредкрышка (s. pr. op.). Она не чужда черепам других костистых рыб.

Сопоставление приведенных указаний дает мне право утверждать, что надпредкрышечный отросток крышки карповых произошел от приросшей к ней надпредкрышки, и, таким образом, включенный в последнюю участок подъязычночелюстного канала оказался в костной жаберной крышке. Так возникла одна из специфических особенностей черепа карповых рыб. Но она же говорит в пользу происхождения этих рыб от источника, общего с лососе- и сельдеобразными. К более древнему пути их эволюции относятся включаемые без достаточных оснований в отряд сельдеобразных *Chanoidei* и *Phractolaemoidei*. У первых из них отсутствуют надчелюстные кости (supramaxillaria), свойственные сельдеобразным, а у вторых верхняя челюсть окаймлена только предчелюстными костями.

Часть признаков обоих последних напоминает сельдеобразных, остальные же сближают их с карпообразными, а надпредкрышка составляет общий признак с лососеобразными. Очевидно, указанные рыбы, свойственные преимущественно южному полушарию, не принадлежат ни к карпообразным, ни к лососеобразным, ни к сельдеобразным, а представляют самостоятельный отряд ханосообразных (*Chanoiformes*), остаток более древней группы, от которой впоследствии, пройдя общий участок эволюционного пути, отделились упомянутые три современных отряда. У их представителей в одинаковой мере рассеяны примитивные признаки, но они еще более примитивны у ханосообразных. Повидимому, и *Lycopteridae* необходимо исключить из сельдеобразных, признавая за ними также

большую примитивность. Но последние в своей эволюции, сохраняя до современных форм горловую кость (gulare), обнаруживают связь с ликоптерообразными. У ликоптеры была горловая кость. Карпообразные унаследовали некоторые признаки древних ханосообразных, известных с нижнемеловых отложений, сами же в ископаемом виде появляются в верхнемеловых слоях. Но это еще не значит, что в природе они появились позже первых нижнемеловых сельдеобразных.

Изложенное предположение находит себе поддержку при сопоставлении костей из состава черепа рыб, называемых шейными (nuchalia), надвисочными (supratemporalia), заднетеменными (postparietalia), а также внелопаточными (extrascapularia). Gregory (1933) называл их чешуйными (scale bone). У низших рыб они чаще назывались табличными (tabularia), а в последнее время проявлялась тенденция перенести то же название на гомологичные кости высших рыб. Однако гомологию их нельзя считать вполне установленной, число их и отношения к соседним костям черепа весьма разнообразны.

У древних кистепёрых, у двоякодышащих, у палеонискообразных, а также у современных осетрообразных, лепидостообразных и у амиобразных насчитывается от двух до семи костей, располагающихся за теменными костями. По расположению их можно думать, что уменьшенное количество их вызывалось не столько выпадением, сколько взаимным слиянием или прирастанием к другим черепным костям. Общим признаком их, по моим наблюдениям, может служить их связь с надвисочным каналом сейсмосенсорной системы, образующим с таким же каналом у низших рыб надвисочную комиссуру. Они и заслуживали бы названия надвисочных костей, но оно уже применено морфологами для другой кости (supratemporale) четвероногих.

Надвисочная комиссура пронизывает в поперечном направлении весь ряд табличных костей, возникая в боковых его костях от места взаимного слияния заднеглазничного и височного каналов. Встреча всех трех названных каналов в боковой табличной кости служит таким же надежным отличительным признаком ее, как встреча также трех каналов — заднеглазничного, надглазничного и подглазничного — и является отличительной чертой (кожной) клиноушной кости (dermo-sphaenoticum). Боковая табличная кость чаще остальных сохраняет свою самостоятельность.

В черепе карповых рыб она обычно указывалась под названием заднетеменной. Оставаясь в составе черепной крышки и ее поверхности, как табличные кости предшествующих рыб, и включая в себе место встречи трех каналов — заднеглазничного, комиссурального надвисочного и височного, она несомненно гомологична табличной кости.

Начинаясь в боковой табличной кости, надвисочная комиссура у карпа переходит из нее в задний пояс теменной кости.

Такое отношение комиссуры к последним можно, по-моему, объяснить предположением, что средние табличные кости приросли к теменной, боковые же остались изолированными.

У леща я нахожу боковую табличную кость редуцированной до двуколенной трубочки (рис. 1, *tab*) с весьма коротким горизонтальным и более длинным вертикальным восходящим коленами. Она не связана с окружающими костями швами, а налегает на задний плоский участок клиноушной кости. Линь отличается почти полным перемещением подобной трубчатой косточки в студенистый средний кожный слой.

У лососевых имеются 4, 6 или даже 8 (*Salmo namaycush*) табличных костей, заключающих в себе надвисочную комиссуру. У кеты, у нерки я констатировал шесть костей, имеющих в основном форму трубок (рис. 2, *tab*). У харисусов описано столько же костей и такой же формы Световидовым (1936), его указания я могу подтвердить на основании личных исследований *Thymallus thymallus*. Боковая и промежуточная кости отделены от черепа мускульным слоем, а медиальная — периостом. Таким образом, табличные кости у лососе-

образных не входят в состав черепной крыши. На рисунке черепа нельмы в труде Берга (1940, стр. 232, рис. 120) изображены две табличные кости левой стороны. У белорыбицы я нашел их такое же количество, как у нельмы, они имеют вид широких пластинок. Из них наибольшая, латеральная, отделена от боковой поверхности черепа мускулатурой, меньшая — медиальная же лежит на периосте затылочной части крыши черепа за теменными костями. На рисунке черепа *Salmo salar* в статье Holmgren и Stensiö изображены на правой стороне, повидимому, две табличные кости пластиночной формы. Я нахожу их 4, а всего 8.

Сельдь (*Caspialosa*) и щука сохраняют лишь боковую табличную кость, помещающуюся между крылоушной и задневисочной костями, не входя в состав черепной крыши. Более примитивные сельдеобразные, *Elops* и *Tarpon*, сохранили следы происхождения их табличной кости от слияния двух; такой след исчез у *Albula* и *Alosa*. Остальные табличные кости, в связи с разрывом надвисочной комиссуры в ее средней части, у них выпали. То же самое произошло у тресковых. Их короткий надвисочный канал сопровождается лишь боковой и промежуточной желобообразными костями. У окуневых — судака, окуня и ерша, — имеются все шесть табличных костей, но полную комиссуру я нахожу только у судака и у окуня. У ерша средней части комиссуры нет.

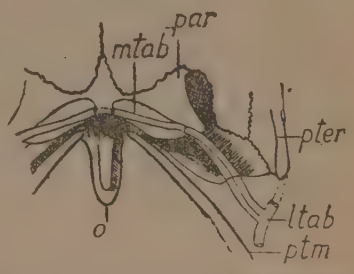


Рис. 2. Табличные кости черепа нерки (*Oncorhynchus nerca*). *ltab* — латеральная табличная кость; *mtab* — медиальная табличная кость; *par* — теменная кость; *pter* — крылоушная кость; *ptm* — задневисочная кость; *o* — гребень затылочной кости.

Примитивные отношения табличных костей оказываются, по данным Allis, у летучей рыбы (*Dactylopterus*); в составе задней части черепной крыши различаются две боковые и две медиальные табличные кости. Последние, весьма удлиненные, названы Allis (1909), как и первые, внелопаточными. Каждая из них вмещает в себе половину среднего участка надвисочной комиссуры; поэтому я думаю, что они гомологичны слившимся взаимно на каждой стороне промежуточным и средним табличным костям. У тригл же этот средний участок комиссуры проходит, как у карпа, в теменных костях, что и дает повод предполагать ее слияние со средними табличными костями.

Большое число табличных костей, свойственное некоторым лососевым, сохраняющееся и у окуневых, составляет параллелизм с подобной же особенностью черепа амиеобразных, среди которых синамия обладает семью такими костями, входившими в состав крыши черепа. Амия же имеет всего две удлиненные и лежащие длинной осью поперек черепа табличные кости, которые можно считать происшедшими от слияния их большего количества. Но среди древних амиеобразных верхнепермский *Acentrophorus* имел две табличные кости, смещенные к латеральным краям черепной крыши. Они в основном находились в таком положении, как и табличные кости у карпообразных. По конфигурации тела, по форме черепа и отчасти по его составу ацентрофоровые предвосхитили некоторые основные признаки карпообразных.

Ханос имеет латеральную табличную кость в таком же положении, как у ацентрофора и у карпа. У *Phractolaemus* средняя часть надвисочной комиссуры проходит сквозь верхнюю затылочную кость, что заставляет думать о слиянии средних табличных костей не с теменными, а с верхней затылочной. У линя сейсмосенсорные каналы проходят отчасти в особых костных трубочках в коже головы. Надвисочный канал также включен в трубочки, из них латеральная связана с латеральной табличной костью, средние же трубочки смещены с теменных костей на верхнюю затылочную.

У тонкочешуйных табличные кости повторяют их число, форму и положение у современной амии, тем самым отклоняя строение черепа этих вымерших в среднемеловое время рыб от строения черепа современных костистых рыб. Особенно же резко отличается оно от строения черепа сельдеобразных, по отсутствию свойственного последним сближения верхних концов подглазничного и подъязычно-челюстного каналов и заднеглазничного канала (Третьяков, 1938). Не следует, поэтому, признавать правильным включение тонкочешуйных в отряд сельдеобразных, хотя нельзя и отрицать некоторых сходных черт с ними.

Все это подкрепляет мое заключение о том, что возникновению трех низших отрядов костистых рыб — карпо-, лососе- и сельдеобразных — предшествовала линия эволюции, характеризовавшаяся обобщенным типом, совмещавшим признаки трех указанных отрядов. Эта линия имела источник своего происхождения, вероятно, среди древних амиеобразных и до раздела на три указанные отряда была основной для формирования сначала тонкочешуйных, ликоптерообразных и ханосообразных. Вот почему отдельные признаки этих трех еще более примитивных групп повторяются у карпо-, лососе- и сельдеобразных. Карпо-, лососе- и сельдеобразные возникли от их общих предков, вероятно, одновременно. Факт же встречи первых сельдеобразных в нижнем, карпообразных — в верхнем мелу, а лососеобразных — в нижнем эоцене находит себе удовлетворительное объяснение в разнице сред существования и в разнице условий сохранения в ископаемом состоянии.

Академия Наук
УССР

Поступило
3 V 1944

ЛИТЕРАТУРА

Берг Л. С. Система рыб. Тр. Зоол. инст. АН СССР, 1940.
Световидов. Тр. Зоол. инст. АН СССР, 1936.
Третьяков Д. К. Доповіді АН УРСР. Від. біол. наук, 1—2.
Allis E. Ph. The Cranial Anatomy of the Mailchecked Fishes. Zoologica, 57, 1909.
Bruch C. Osteologie des Rheinlachses, 1861.
Gregory W. K. Fish Sculls, 1938.
Holmgren N. and Stensiö E. A. Handb. d. vergl. Anat., 4, 1936.
Kyle H. M. Wiss. Meeresuntersuchungen. Abt. Helgoland, 14, 2, 1923.
Ridewood W. Proc. Zool. Soc. London, 1904.
Ridewood W. Journ. Linn. Soc. Zool., 29, 1905.
Stensiö E. A. Meddel. om Grönland, 83.
Woodward A. S. Catalogue of the Fossil Fishes in the British Museum, 4, 1901.
Woodward A. S. Geol. Mag. (6), 4, 1917.

D. K. TRETIAKOV. THE CLASSIFICATION OF PRIMITIVE *TELEOSTEI*

SUMMARY

An investigation of the relationships in the skull of *Cypriniformes* of the operculum with the adjoining bones establishes a homology of the upper processus of this bone with the suprapraeoperculum of fossil *Bobastranidae* and *Picnodontiformes* as well as with that of living *Phractolaemoidei* and *Chanoidei*. Through this processus, called processus suprapraeopercularis, the upper part of the hyomandibular seismosensorial canal passes vertically. In *Abramis brama* a small tubular bone (os tubulare) is added to this processus (fig. 1). The thin wall of this bone encircles the above canal between the processus suprapraeopercularis and the pteroticum. Os tubulare has probably a common origin, with the operculum.

Different bones through which the supratemporal canal passes in the skull may all be named tabularia. The most constant among them is the lateral bone, in which three seismosensorial canals unite — the postorbital, posttemporal and supratemporal ones. The other tabularia may fuse either with the parietalia or with the supraoccipitale, or even disappear altogether when the supratemporal

canals do not form a commissure. In *Salmonidae* and in some *Percidae* a maximum number of tabularia is present, namely six; they do not form a part of the roof of the skull, but lie over it. This position of the tabularia should be regarded as secondary. The tendency to the exclusion of the lateral tabulare out of the roof of the skull into the skin which covers this roof may be found in *Abramis brama* and is more clearly expressed in *Tinca tinca*.

A comparison of the above data makes probable the supposition that the origin of such, rather primitive, orders as *Cypriniformes*, *Salmoniformes* and *Clupeiformes* was preceeded by a period of evolution which was characterized by the existence of still more primitive *Lycopteriformes* and *Chanoiformes*. The latter may be regarded as descendents of the ancient *Amiiformes* of the *Acentrophoridae* type. The presence of ganoin on the cranial bones and on the scales, the peculiarities of the tabularia and the absence of traces of the suprapraeoperculum speak against including the *Leptolepidae* into the order *Clupeiformes* and into the sub-class *Teleostei*. However, their relation with the latter is evident, though they may be regarded as an independent order.

Some features of the organization of *Leptolepidae*, as well as the characters of *Lycopteriformes* and *Chanoiformes* are repeated in *Cypriniformes*, *Salmoniformes* and *Clupeiformes*, making probable their simultaneous origin from common ancestors. The fact that the first *Clupeiformes* are met in the lower Cretaceous *Cypriniformes* — in the upper Cretaceous and *Salmoniformes* — in the lower Eocene is explained by the differences in the ecological conditions under which they existed and by the differences of the conditions necessary for their preservation in a fossil state.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СОЮЗА ССР
BULLETIN DE L'ACADEMIE DES SCIENCES DE L'URSS
Отделение биологич. наук № 1, 1945 Classe des sciences biologiques

В. И. ОЛИФАН

ПЕРИОДИЧНОСТЬ РАЗВИТИЯ И КРИТИЧЕСКИЕ СТАДИИ В РАННЕМ ПОСТЭМБРИОНАЛЬНОМ ОНТОГЕНЕЗЕ СЕВРЮГИ (*Acipenser stellatus* Pall.)

(*Представлено академиком* И. И. Шмальгаузеном)

I. Введение

Индивидуальное развитие представляет закономерную смену физиологических состояний организма, связанную с изменениями в нем обмена веществ и энергий. Эта смена физиологических фаз создает основу для осуществления процессов морфогенеза, идущих также в строго определенной последовательности и в свою очередь воздействующих на физиологию развивающегося организма. Можно сказать, что процессы формообразовательные и функциональные, взаимно влияя друг на друга, объединяются в явлении индивидуального развития в единое целое,— и к принятому в биологической науке разделению процессов развития на морфологические и физиологические мы должны в своих исследованиях относиться, как к искусственному расчленению единого явления, проводимому для большего удобства его изучения. Однако в науке о развитии животных очень большой перевес получило изучение одной его стороны — морфологической: в ней значительно преобладают исследования эмбриологические, описывающие последовательность смен различных морфогенезов, и работы по механике развития, изучающие пути их осуществления. Оба эти направления, опирающиеся на морфологические методы исследования, разрешают, главным образом, вопросы, связанные с формообразованием и не дают понимания процесса развития как комплексного многостороннего явления, формообразовательная сторона которого, вследствие очень слабой изученности физиологии развития, не является пока еще показателем тех сложных изменений в обмене веществ и энергий, на которых покоятся сами процессы формообразования.

За последнее время к биологической науке практикой сельского хозяйства и животноводства выдвинут ряд требований, для разрешения которых становится настоятельно необходимо такое всестороннее и углубленное изучение явления индивидуального развития, которое дало бы возможность практикам, овладевшим его закономерностями, направлять его течение в желаемую сторону.

Проводя в 1936—1939 гг. свои экспериментальные эколого-физиологические исследования с икрой и личинками промысловых рыб, мы уделяли особое внимание изучению изменений их газообмена на разных этапах развития. Наши наблюдения показали, что на определенных стадиях развития происходит резкое изменение интенсивности дыхания с одновременным повышением чувствительности организма к неблагоприятным влияниям внешней среды. Повторяемость этого явления на одних и тех же стадиях развития у рыб, очень различных и по своему систематическому положению и по экологии, привела нас к выводу

о том, что здесь мы имеем дело с одной из общих закономерностей физиологии развития и заставила нас заняться более серьезно ее изучением.

В настоящей статье излагаются наши исследования закономерностей возрастных изменений в процессах дыхания, роста и в основных морфогенезах при раннем постэмбриональном развитии севрюги, исследования, проведенные на Волге в 1938 и 1939 гг.[1] Мы остановились на этом объекте потому, что вскрытие основных закономерностей развития и роста этого вида могло дать некоторые физиологические основы для выращивания молоди осетровых рыб — рыбоводного мероприятия, являющегося в настоящее время одной из важных задач рыбного хозяйства нашего Союза.

II. Материал и методика

Материалом для опытов были личинки севрюги, выращиваемые под нашим непосредственным наблюдением в бассейнах Саратовской рыбохозяйственной станции или в аквариумах; одна серия наблюдений над ростом была проведена в с. Никольском на Нижней Волге; личинки этой серии выращивались в рыбоводном аппарате Чаликова в реке. Каждая серия наблюдений проводилась с личинками, вышедшими из икры от одной и той же кладки, начиная с момента освобождения их от яйцевых оболочек и до 15—26—55-дневного возраста. Корм, дававшийся два раза в сутки, утром и вечером состоял из мелких рачков — дафний и моин.

Измерения поглощения кислорода проводились двумя методами: манометрическим — в микрореспирометре Драстиха и химическим (титрометрическое определение содержания кислорода по Винклеру до и после опыта в склянках с личинками). Оба эти метода большей частью применялись параллельно для взаимного контроля получаемых результатов. Так как наши измерения показали, что втечение суток дыхание рыбок сильно изменчиво (Олифан, 1940), все основные опыты были поставлены примерно в одни и те же часы суток — днем.

Изучение изменений темпа роста проводилось весовым способом: сырой вес определялся на торзионных весах, а сухой — на аналитических весах. Высушивание до постоянного веса производилось в эксикаторах с серной кислотой.

Изучение развития щитовидной железы и гипофиза проведено по гистологическим срезам (толщиной 10 μ), окрашенным по методу Маллори, измененному Гейденгайном. Пользуюсь случаем выразить благодарность А. С. Румянцевой за изготовление гистологических препаратов.

Для получения общей картины роста и дифференцировки щитовидной железы была произведена ее реконструкция: тщательно с последовательных срезов каждой серии зарисовывались при помощи рисовального аппарата Abbé на очень плотной ровной бумаге контуры железы, по которым затем увеличенные срезы вырезывались и взвешивались на аналитических весах, по отдельным стадиям развития. Для изучения функционального состояния эпителия фолликул, зарисовывались с помощью рисовального аппарата клетки нескольких фолликул из каждой стадии, и затем на рисунках измерялась длина и ширина клеток.

То обстоятельство, что все серии наблюдений над дыханием, ростом и морфогенезом молоди севрюги были проведены при близких температурах (20—22°), позволило нам при обработке материалов объединять их в общие таблицы и ограничиваться часто указанием возраста в днях, так как возраст и стадия развития почти совпадали.

III. Полученные данные

1. Изменения дыхания при развитии

В результате девяти серий экспериментов, проведенных по газообмену молоди севрюги от вылупления и почти до двухмесячного возраста — наметился ряд закономерностей в возрастных изменениях ее дыхания, повторявшихся во всех сериях. На основании этих опытов мы установили пять основных физиологических этапов в раннем постэмбриональном развитии севрюги. Данные опытов мы свели в одну таблицу, на основании которой построена диаграмма (табл. 1, рис. 1[2]).

[1] Предварительное сообщение о результатах работы было нами сделано в 1939 г. на проведенной МГУ конференции по экологии и физиологии рыб. Зоол. журн., 18, 3, 1939.

[2] При анализе периодов развития севрюги, установленных при изучении дыхания и роста, III и IV периоды объединены в один, что отражено и на рис. 1.

Таблица 1

Изменение дыхания молоди севрюги при развитии

Возраст (в днях)	Поглощение кислорода (за 1 час в $см^3$)			Органы дыхания	Периоды развития
	1000 личинками	1 г сырого веса			
		без желточного пузыря	с желточным пузырем		
1	9.5	2.000	0.730	Сеть кровеносных сосудов желточного пузыря	I Период — эмбрионы с желточным пузырем без оболочек
3	10.5	1.750	0.840		
4	12.1	0.930	1.000		
5	9.7	0.388 (1)[1]	Средняя интенсивность дыхания 0.414	Наружные жабры	II Период — личинки
6	11.9	0.425			
10	11.8	0.430			
11	8.45	0.308	Средняя интенсивность дыхания 0.705	Дефинитивные внутренние жабры	III и IV периоды — переходные от личинки к мальку
12	23.5	0.716 (2)[1]			
15	35.8	0.716			
16	23.85	0.690			
18	27.8	0.707			
21	24.75	0.408	То же	То же	
25	67.67	1.190 (3)[1]			
26	38.0	0.511			
30	39.5	0.413	Средняя интенсивность дыхания 0.386	То же	V период — сформировавшаяся рыбка
34	54.5	0.429			
37	61.1	0.408			
42	64.3	0.357			
44	81.0	0.337			
45	111.5	0.381			
48	120.0	0.431			
50	224.2	0.344			
56	300.0	0.375			

Попытаемся, опираясь на приведенные данные, дать краткое описание установленных 5 периодов.

I период — от вылупления из икринки и до 4 (6)-дневного возраста. Потребление кислорода на одну личинку постепенно возрастает в связи с ее ростом за счет запасов желтка. Интенсивность же дыхания (т. е. поглощение кислорода на 1 г веса личинок без желточного пузыря) — очень высокая в первые часы после вылупления — постепенно падает втечение всей этой стадии. При расчете на вес вместе с желточным пузырем — интенсивность дыхания возрастает в связи с относительным увеличением массы живого активного вещества и уменьшением количества инертного желтка.

II период — от 4 (6) до 11 (12)-дневного возраста отличается значительным понижением дыхания, устойчиво сохраняющимся впродолжение всей стадии. В конце его при переходе в III период наблюдается падение интенсивности дыхания, после которого происходит резкий ее подъем.

III период от 12 (13) до 20-дневного возраста. Начало его характеризуется резким возрастанием интенсивности дыхания, которая держится все это время на высоком уровне.

Все время IV периода от 20 и до 26 (27)-дневного возраста наблюдается, после кратковременного уменьшения поглощения кислорода, новый резкий подъем дыхания, снижающийся ко времени перехода на V этап развития.

Втечение V периода (мальки севрюги старше 27 дней) — наблюдается постепенное повышение поглощения кислорода на одну рыбку в связи с посте-

[1] (1), (2) и (3) — критические стадии.

пенным нарастанием живого вещества при росте. Интенсивность же дыхания устанавливается на довольно постоянном уровне, более низком, чем в I, III и IV периодах.

Оставляя до заключительной главы более углубленный анализ полученной картины возрастной периодичности в интенсивности дыхания молоди севрюги, мы остановимся здесь на одном моменте — на том резком повышении интенсивности дыхания (после кратковременного ее понижения), которое наблюда-

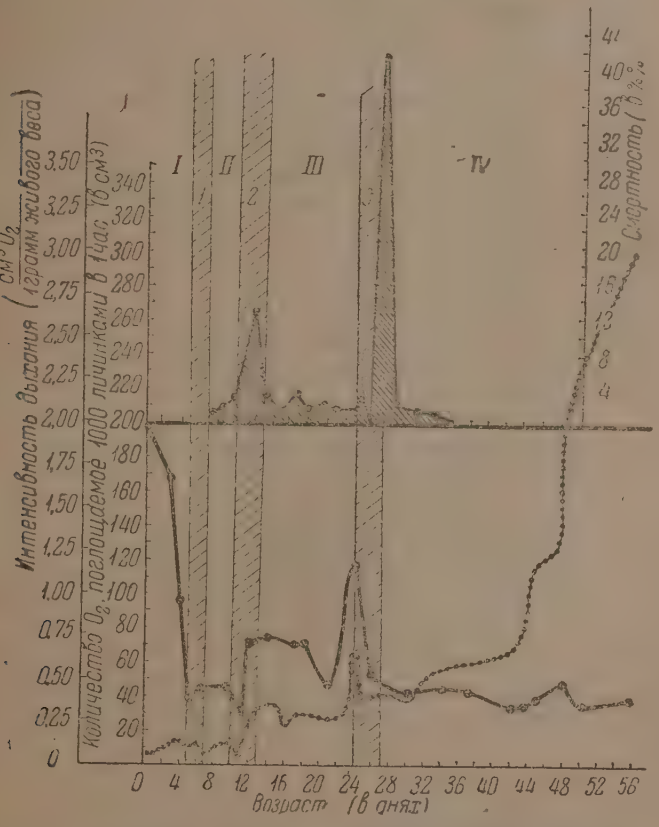


Рис. 1. Изменения дыхания и выживания севрюги при раннем постэмбриональном развитии
• . . . . . • количество потребляемого кислорода
• ———— • интенсивность дыхания

лось каждый раз при переходе одного физиологического периода в другой. Эти периоды подъема поглощения кислорода, падающие на 4 (6)-й день, 11 (13)-й и 24 (25)-й день после вылупления личинок из икры, были подвергнуты более внимательному изучению также с морфологической стороны, так как именно в эти периоды наблюдались резкие изменения в чувствительности выращиваемой молоди севрюги к неблагоприятным влияниям внешней среды.

2. Изменения в выживании

При выращивании севрюжат в бассейнах и аквариумах приходилось ежедневно отмечать известный отход, вызванный гибелью наименее жизнеспособных.

Однако иногда числа погибших севрюжат достигали очень больших значений. Более внимательное наблюдение над их выживанием показало, что повышенная смертность приходилась обычно на периоды: 4-дневного, 10 (13)-дневного и 24 (25)-дневного возрастов, т. е. как раз на те периоды, которые в опытах с дыханием отмечены, как периоды резких изменений интенсивности поглощения кислорода. Интересно отметить, что работавший над выращиванием молоди осетровых рыб на Куринском экспериментальном заводе В. Мильштейн (1940) определяет возраст 7—8 дней после выклева наилучшим сроком для пересадки личинок из выводных аппаратов в выростные бассейны, указывая, что пересадка позднее этого срока, вскоре после окончательного всасывания желточного пузыря, дает повышенный отход.

На рис. 1 мы приводим кривую смертности (процента погибших севрюжат) за период 10—28 дней, на основании наблюдений одной из серий опытов 1939 г. Массовая гибель личинок, наблюдавшаяся в возрасте 4-х дней, за отсутствием точных цифр, здесь не приводится. Наблюдения 1938 г. также дали указания на резкое повышение гибели в возрасте 4-х и 13 (15) дней. Приведенная кривая смертности имеет резкие подъемы, совпадающие с подъемами кривой интенсивности дыхания.

3. Изменения скорости роста при развитии

В тесной связи с процессами формообразования и метаболизма протекают в развивающемся организме процессы роста. Мы проследили изменения интенсивности роста при раннем постэмбриональном развитии севрюги на четырех сериях, проведенных на личинках, вышедших из икры от разных производителей. В трех сериях молодь севрюги выращивалась в аквариумах и в бассейнах при искусственном кормлении живыми дафнидами, и в одной серии — в рыбоводном аппарате в реке, без добавления корма. По данным измерений сухого веса была вычислена истинная скорость роста севрюжат на основании формулы, предложенной в 1927 г. И. И. Шмальгаузеном: $Cv = \frac{\lg V, - \lg V}{0.4343\,(t_1 - t)}$, где V и V_1 — средние веса рыбок из двух следующих друг за другом измерений, t и t_1 — возраст в днях тех же рыбок. Данные измерений и вычислений приведены в табл. 2 и рис. 2.

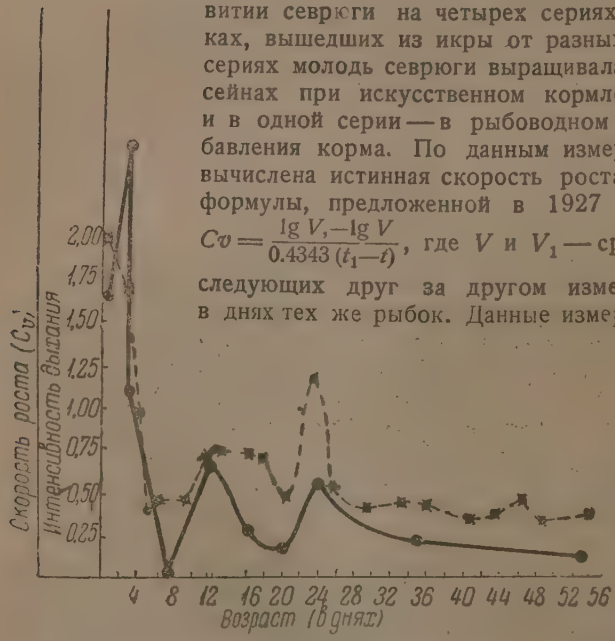


Рис. 2. Изменения в сухом весе севрюги при ее раннем постэмбриональном развитии

•————• скорость роста (Cv)
×— — —× интенсивность дыхания

Анализ полученных результатов показывает, что скорость роста в различные физиологические периоды развития, установленные нами на основании изменений дыхания при развитии, — очень резко различна.

В I периоде, когда интенсивность дыхания очень высока, и втечение которого поглощение кислорода на всю личинку все возрастает, а на единицу ее веса падает — рост идет все время очень интенсивно; вес личинки непрерывно возрастает, хотя и с разной скоростью (см. приведенные числа скорости роста). Средняя скорость для I периода + 0.656.

Во II периоде, когда интенсивность дыхания понижена, и остается такою впродолжение всей стадии — рост не только прекращается, но скорость его

Таблица 2

Рост севрюги при раннем постэмбриональном развитии

Период развития	Возраст (в днях)	1-я серия: сухой вес 10 личинок (в мг)	1-я серия: C_v	2-я серия: сухой вес 10 личинок (в мг)	2-я серия: C_v	3-я серия: сухой вес 10 личинок (в мг)	3-я серия: C_v	4-я серия: сухой вес 10 личинок (в мг)	4-я серия: C_v	Средний C_v	Средний C_v для периода	K_v
	После вылупл.	1.90		1.90		1.90		1.80				
	1	3.43	+ 0.591	3.40	+ 0.619	3.30	+ 0.552	3.60	+ 0.666	+ 0.607		
	2	8.80	+ 0.942	8.20	+ 0.880	—	—	9.60	+ 0.981	+ 0.934		
I	3	—	+ 0.441	—	+ 0.437	—	+ 0.561	22.8	+ 0.865	—	0.656	1.670
	4							31.90	+ 0.336	— 0.405		
	5	33.0		30.4		31.45		—				
	6	24.33	— 0.305	20.40	— 0.399	24.00	— 0.270	14.9	— 0.381	— 0.339		
	7	—		—		—		—				
II	8	—		20.0	— 0.019	29.7	+ 0.106	21.3	+ 0.179	+ 0.088	— 0.087	
	9	22.0	— 0.034	—		30.0	+ 0.010	—		— 0.012		
	10	28.5	+ 0.259	29.9	+ 0.201	—		26.8	+ 0.011	+ 0.230		
	11	34.33	+ 0.186	—	—			15.5	— 0.547	+ 0.186		
	12	37.0	+ 0.075	—	—			14.0	— 0.011	+ 0.075		
	13	—	+ 0.133	—	+ 0.112	82.5	+ 0.337				0,150	2.220
III	14	48.1				78.0	— 0.056	—	+ 0.119			
	15	61.0	+ 0.228	46.7				20.0				
	16	—	+ 0.059	—	+ 0.107							
	18	72.9		71.5								
	20	—		—		101.0						
	22	—		—		111.5	+ 0.049			+ 0.049		
IV	25	—		—		150.0	+ 0.091			+ 0.091	0.114	2.736
	27	—		—		225.0	+ 0.203			+ 0.203		
	30	178.0		161.0						+ 0.037		
V	40	280.0	+ 0.045	270.0	+ 0.029						0.038	1.634
	45	532.0		528.0		530.0						
	55	858.0	+ 0.046	756.0	+ 0.036	758.0	+ 0.036			+ 0.039		

становится даже отрицательной величиной, так как веса личинок уменьшаются. Средняя скорость роста для II периода в наших наблюдениях равна — 0,087.

Чрезвычайно большую изменчивость скорости роста показывают наши данные, относящиеся к III периоду, который был охарактеризован нами как стадия повышенной интенсивности дыхания. Характер этой изменчивости роста говорит о том, что ее причина заключается в очень большой зависимости личинок севрюги этого возраста от количества корма, предоставляемого им. Резкое усиление дыхания свидетельствует о сильном повышении у молоди севрюги обмена веществ в этом периоде, в связи с чем значительно усиливается потребность ее в пище. При условии предоставления достаточного количества пищи рост личинок идет очень интенсивно; при голодании же они сильно теряют в весе, так как переходят на питание за счет веществ собственного тела, расход которых, благодаря повышенному общему обмену организма в этом периоде, может быть очень значительным. Так, в той серии наблюдений над ростом, которая проведена с личинками севрюги, выращиваемыми в реке в рыбоводном аппарате, где они находились в очень большой плотности, — в возрасте 11 (14) дней, т. е. в III периоде, наблюдалась даже бо́льшая потеря в весе личинок, что должно быть объяснено их голоданием: очень бедный речной планктон в связи с большой плотностью личинок в аппарате не мог удовлетворять сильно возросшую в этом возрасте потребность личинок в пище. Средняя скорость роста в III периоде для этой серии определена как: —0.428, в то время как средняя скорость роста в серии 1, в которой личинкам давался два раза в день живой корм, на этой стадии равна + 0.156.

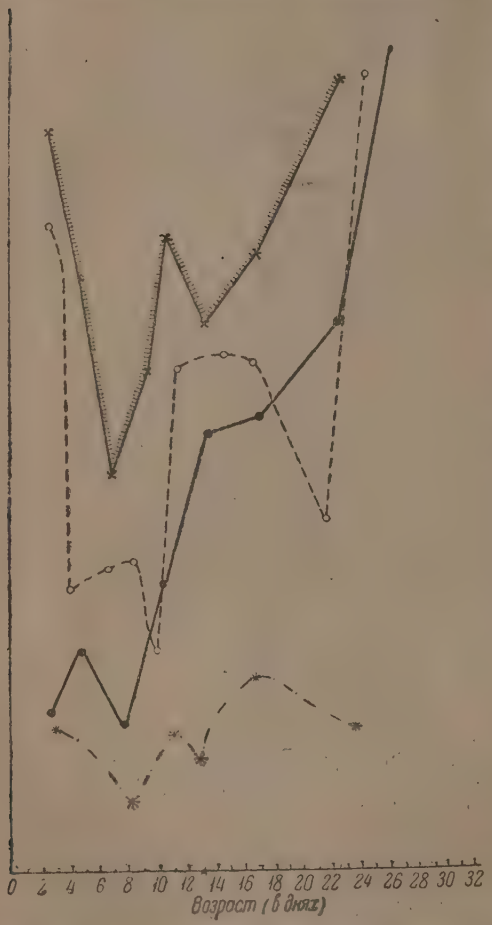


Рис. 3. Количественные показатели изменений в структуре щитовидной железы севрюги при раннем постэмбриональном развитии

отношение длины клеток к ширине
вес щитовидной железы
длина клеток
интенсивность дыхания

Очевидно, то же можно сказать и о IV периоде, по которому у нас еще пока мало данных (средняя интенсивность роста для единственной серии, проведенной за IV период равна + 0.114).

В полном согласии с данными по дыханию мальков севрюги в V периоде находятся наши наблюдения и над их ростом. Опыты по дыханию показали, что поглощение кислорода мальками севрюги в возрасте 27 (28) — 55 дней устанавливается на довольно постоянном уровне, более низком чем на стадиях

I и III. Данные наблюдений над ростом свидетельствуют о том, что скорость роста севрюги в V периоде становится более постоянной и значительно более низкой, чем в периоды I и III. В наших наблюдениях колебания скорости роста мальков за период 27—55-дневного возраста происходили в пределах 0.029 — 0.046; среднее для проведенных серий равно + 0.038. Вычисление истинной скорости роста, проведенное нами по данным наблюдений Б. Г. Чажикова (1940), за тот же период дало нам числа, хорошо согласующиеся с нашими: колебания были в пределах: 0.028—0.073; среднее 0.043.

При рассмотрении кривых изменений веса (рис. 3) останавливают внимание периодические резкие увеличения его, очень скоро снова падающие. Эти скачкообразные изменения в росте во всех опытах падали на возрасты: 4 (5) дней, 12 (15) и 25 (26) дней, т. е. на те же периоды развития, которые отмечены выше как периоды кратковременного скачкообразного усиления интенсивности дыхания и смертности, связанные со сменой физиологических этапов развития.

Каждый из этих этапов характеризуется так же различной величиной констант роста, которые вычислены нами также по методу И. И. Шмальгаузена — путем помножения скорости роста *Cv* на возраст; мы ограничились перемножением средних для стадии развития чисел скоростей на средний возраст стадии. Константы для циклов I (эмбриональный) и V (сформировавшиеся рыбки) оказались очень близкими: *Kv* = 1.670 и 1.634; отличными от них, но близкими между собой оказались константы циклов III и IV (2.340 и 2.736), которые можно объединить в один цикл — переходный от личиночного.

4. Морфологические изменения при развитии

I период — от вылупления и примерно до возраста 4-х дней. Эмбрионы после вылупления имеют еще очень большой желточный пузырь, являющийся органом, от которого зависят основные жизненные функции рыбок, вылупившихся далеко еще несформированными: у них полностью отсутствуют дифференцированные органы дыхания — жабры, ротовое и анальное отверстия, кожные органы чувств, пигментация глаз, парные плавнички. Дыхание эмбрионов происходит через поверхность желточного пузыря, обильно снабженную сетью кровеносных сосудов.[1] Питание совершается за счет богатых запасов в пузыре питательного желтка, поступающего в эмбрион в растворенном виде, по руслу желточных вен. Плавание и ориентировка в пространстве очень несовершенны, благодаря недоразвитию парных плавников и органов чувств.

В течение всего I периода идет интенсивное формирование ряда органов: на второй-третий день появляется ротовое отверстие, а несколько позднее и анальное, расходятся стенки пищеварительного канала, вокруг ротового отверстия из эктодермального эпителия развиваются личиночные зубы. Поверхность желточного пузыря в связи с редукцией на нем кровеносных сосудов постепенно становится все менее эффективной в своей дыхательной функции, и — как компенсаторный орган — начинают развиваться наружные жабры, закладывающиеся на краях развивающейся жаберной крышки. Уже на второй день после вылупления развиваются и грудные плавнички.

II период развития — примерно от 4-дневного до 10-дневного возраста. Основным органом дыхания становится развивающиеся наружные жабры, поглощающие кислород из воды, омывающей их при плавании личинок. Пищеварительный тракт дифференцируется, имеется уже спиральный клапан, печень, поджелудочная железа; с самого начала этого цикла начинают дифференци-

[1] В своем описании развития органов дыхания у севрюги мы базировались на прекрасной работе Kryzanovsky (1934), давшего детальное описание развития личиночной кровеносной системы у рыб.

роваться вкусовые клетки на усиках и кожные органы чувств на голове личинок. Хорошо развиты грудные плавнички, и начинают развиваться брюшные.

К началу III периода, приходящегося на возраст 10—20 дней, у личинок севрюги резорбируются наружные жабры, и они переходят на дыхание при помощи окончательно сформировавшегося дефинитивного жаберного аппарата, значительно более эффективного по своей дыхательной функции, чем провизорный орган — наружные жабры; внутренние жабры, прикрытые разросшейся жаберной крышкой, находятся в жаберной полости, через которую благодаря работе нагнетательных мышц и висцерального скелета, непрерывно циркулирует ток воды, омывающей лепестки жабр. В начале этой же стадии очень энергично протекает процесс дифференцировки кожных покровов: ясно обозначаются дорзальные и боковые щитки — „жучки" и прорезываются зубцы в спинной плавниковой кайме. Начинается редукция личиночных зубов.

Втечение 20—26-дневного возраста, который мы тоже относим к III периоду, идет дальнейшее формирование рыбок и редукция личиночных зубов, заканчивающаяся к наступлению IV этапа — периода уже вполне сформировавшихся мальков.

На основании приведенного обще о анализа смены морфогенезов у севрюги за первый месяц ее развития — можно сказать, что намеченные нами на основе изучения дыхания физиологические этапы развития примерно так же отграничены и морфологически.

5. Развитие щитовидной железы и гипофиза у севрюги

Наблюдая описанные выше резкие изменения в интенсивности дыхания, и выживании, в формировании дефинитивного жаберного аппарата и кожного скелета, а также в скорости роста личинок севрюги в возрасте 11 — 14 дней, т. е. в период, когда они начинают выходить из личиночной фазы развития, — мы высказали предположение, что может быть в развитии севрюги этот переход из личиночной стадии в стадию сформированного малька происходит под контролем гормонального фактора, подобно тому, как это имеет место при метаморфозе амфибий.

Многочисленными исследованиями установлено, что импульсом к началу протекания процессов превращения головастиков в лягушек — является повышение функционирования щитовидной железы под влиянием тиреотропного гормона гипофиза. Поэтому для подтверждения правильности нашего предположения мы занялись изучением развития щитовидной железы и отчасти гипофиза у севрюги. Результаты этого изучения, проведенного на гистологических препаратах, мы приводим в виде краткого описания и ряда чисел в табл. 3, графически представленных на диаграмме (рис. 3).

Наблюдения над развитием щитовидной железы севрюги мы начали с 2—3-дневных эмбрионов (считая с момента их вылупления из оболочек икринок), изучение более ранних стадий очень затруднено наличием в тканях эмбрионов большого числа желточных гранул, маскирующих положение и структуру органа. У 2-дневных севрюжат щитовидная железа очень хорошо различима как непарный орган, расположенный непосредственно за базигиоидным хрящем центрально от него и состоящий из небольшого числа первичных, довольно крупных, сближенных фолликул со значительным количеством еще недифференцированного клеточного материала. Полость фолликул большей частью без окрашивающегося коллоида; только в единичных фолликулах он был отмечен и на этой стадии. Эпителиальная структура выражена еще неотчетливо.

В возрасте четырех дней щитовидная железа имеет уже значительно большее число фолликул, клетки эпителия стали менее высокими, а в полости фолликул уже довольно часто наблюдается окрашенный в бледноголубой

цвет коллоид. И на этой стадии в железе имеется еще довольно много недифференцированного материала.

На 6-й—7-й день уже во II физиологическом цикле развития наблюдаются резкие изменения в структуре железы, говорящие об изменениях ее функционального состояния: фолликулы сильно уменьшились в размерах, вследствие того, что клетки эпителия фолликул стали еще меньше и приняли более плоскую форму. Но полости тесно, сближенных фолликул не стали меньше: они

Таблица 3

Изменения в щитовидной железе севрюги при ее раннем постэмбриональном развитии

Стадия развития	Возраст (в днях)	Вес щитовидной железы (в условных единицах)	Изменения в клетках эпителия щитовидной железы	
			Длина клеток (в условных единицах)	Отношение длины клеток к ширине
I	2	2.2654	20.63	1.99
	4	3.1476	16.62	1.76
II	6	—	11.00	1.23
	7	1.9830	9.13	0.97
	9	—	14.13	1.56
	10	4.1040	17.64	1.93
III	13	6.1467	19.03	2.19
	14	—	22.70	2.47
	16	6.2103	16.86	2.62
	19			
IV	23	7.627	22.03	1.96
	24	—	20.88	2.00
	55	40.6616	18.59	1.56

заполнены растягивающим их коллоидом, интенсивно красящимся в темно-голубой и синий цвета и имеющим очень плотную консистенцию. Этот коллоид наполняет все фолликулы. Подобное состояние железы в возрасте 6—7 дней отмечено для трех различных серий 1938 и 1939 гг., что позволяет считать описанную гистологическую структуру как типичную, выражающую функциональное состояние, характерное для 2-й стадии развития. Большое количество интенсивно окрашенного плотного коллоида свидетельствует о нахождении железы в инактивном состоянии и о полном отсутствии в нем резорбционных процессов, ведущих обычно при эвакуации инкрета железы к вакуолизации и разжижению коллоида. В следующие дни 2-й стадии сохраняется плоская форма эпителия, хотя высота клеток постепенно возрастает. Для этой стадии можно считать характерной пониженную секреторную функцию эпителиальных клеток.

С самого начала III периода развития — с 10-дневного возраста — вес щитовидной железы начинает быстро возрастать, вследствие дифференцировки ее на все новые фолликулы. Если за период 4—10 дней, т. е. за 6 дней развития, вес железы увеличился всего на 33.8%, то за 3 дня начала III стадии (10—13 дней) увеличение веса щитовидной железы равно 49%. Клетки эпителия железы впродолжение всей этой стадии имеют высокую цилиндрическую форму, причем отношение длины клеток к ширине все время возрастает

свидетельствуя о прогрессивном нарастании их секреторной функции. Коллоид в полостях фолликул на этой стадии — в очень разжиженном состоянии; многие фолликулы лишены его.

При сопоставлении срезов, относящихся к 13 и 16-дневному возрасту, т. е. к периоду, когда происходит резкое повышение интенсивности дыхания, смертности и скорости роста, а также дифференцировки кожных покровов — можно отметить такие различия в щитовидной железе, которые свидетельствуют о резком повышении ее функции в этот период. На 13-й день коллоид имеется в полости щитовидной железы и показывает сильную вакуолизацию; в некоторых фолликулах он отсутствует; клетки эпителия высокие, столбчатые; на 16-й же день коллоид отсутствует почти во всех фолликулах, полости которых стали меньше, но клетки эпителия приняли еще более высокостолбчатую форму: отношение длины к ширине стало еще больше. Эта картина свидетельствует о сильном повышении функции железы — о выведении ее инкрета из фолликул и об интенсивной секреторной функции железистого эпителия в возрасте 13—15 дней.

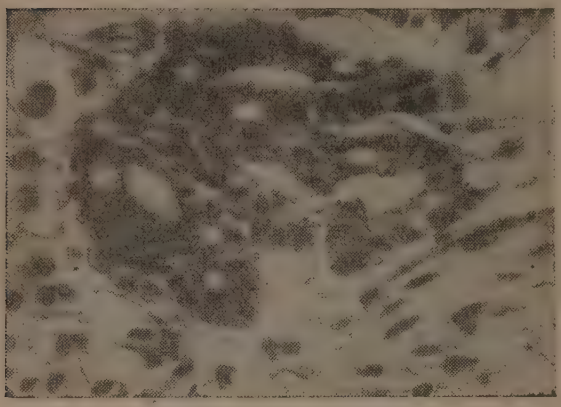


Рис. 4. Щитовидная железа севрюги на 2-й день после вылупления

Изменения щитовидной железы втечение IV периода (20—27-дневный возраст) еще недостаточно полно изучены. Срезы, относящиеся к 23 и 24-дневным возрастам, довольно близко напоминают картину, описанную для III стадии. Коллоид, наблюдающийся только в части фолликул железы, очень бледно окрашен. Однако отношение длины клеток к ширине стало несколько меньшим.

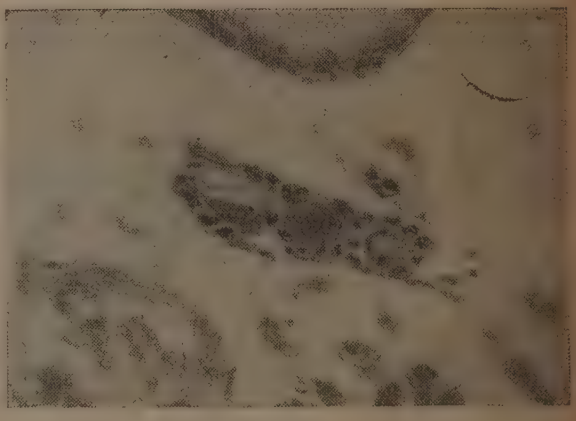


Рис. 5. Щитовидная железа севрюги на 7-й день после вылупления

Для завершения общей картины развития щитовидной железы у севрюги мы приводим описание ее структуры в возрасте 55 дней. На этой стадии железа дифференцирована на очень большое число фолликул: вес ее по сравнению с весом, отмеченным для 23-дневного возраста, увеличился на 433%. Размеры фолликул, имеющих разнообразную форму от сферической до очень удлиненной, стали больше. Полости всех фолликул заполнены коллоидом, красящимся в светлолиловый цвет и имеющим часто ясную вакуолизацию. Эпителиальные клетки отличаются

сильным варьированием. Даже в одном и том же фолликуле одни клетки имеют столбчатую форму, а другие — низкую, кубическую.

Это состояние щитовидной железы позволяет считать, что ее функция в этом более позднем возрасте значительно слабее, чем втечение III и IV этапов развития.

Мы приводим несколько микрофотографий, сделанных со срезов щитовидной железы на разных стадиях развития севрюги (рис. 4—7).

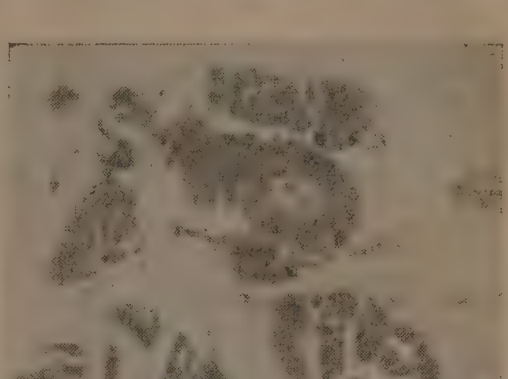


Рис. 6. Щитовидная железа севрюги на 13-й день после вылупления

Развитие гипофиза у севрюги интересовало нас только с одной точки зрения—можно ли в начале III этапа развития—стадии, отмеченной нами как стадии повышенной активности щитовидной железы, заключить по его морфологической структуре, что гипофиз уже начал функционировать, а следовательно выделять тиреотропный гормон. Поэтому приводимое здесь описание гипофиза у севрюги неполно и схематично.

При вылуплении эмбрионов севрюги из икринок их гипофиз ясно обозначен, как плотная закладка из эктодермальных клеток, тесно примыкающих к задней части вентральной стенки инфундибулярного впячивания 3-го желудочка мозга и еще связанная с глоточным эпителием посредством тонкого стебелька. Через 2 дня развитие гипофиза пошло значительно дальше: он представляет уже овальной формы мешок, с замкнутой большой полостью, слегка уплощенный в дорзовентральном направлении (рис. 8). Уже на этой стадии краниальная часть гипофиза стала заметно толще, чем каудальная. Эпителиальные клетки очень тесно сдвинуты и не имеют отчетливых границ. В последующие дни развития гипофиз становится еще более плоским, вентральная стенка его сильно утончается, а утолщение краниальной стенки становится все больше; постепенно в этом утолщении дифференцируется фолликул с клетками, радиально расположенными вокруг очень малой полости (рис. 9). Этот фолликул, соответствующий очевидно передней доле гипофиза, уже ясно обозначен на 10-й день, т. е. в начале III периода развития.

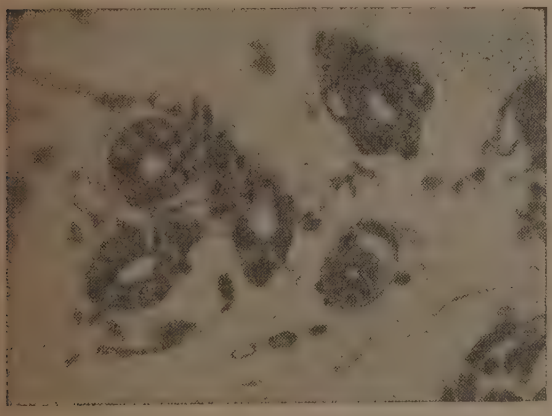


Рис. 7. Щитовидная железа севрюги на 16-й день после вылупления

В гистофизиологии о функции гипофиза обычно судят на основании изучения дифференцировки и соотношений его эозинофильных и базофильных элементов. Наши препараты не позволили нам провести такого изучения. Однако основываясь

на проведенном выше описании развития гипофиза у севрюги и из литературных данных по развитию гипофиза у других рыб, мы все-таки можем сделать некоторый вывод о функционировании его у севрюги на ранних стадиях развития. Развитие гипофиза у осетровых рыб еще не описано. В литературе мы находим описание этого развития у небольшого числа видов костистых рыб. Приведем ссылки на некоторые из них.

По данным Woodman (1939), уже при вылуплении личинок лосося *Salmo salar* в краниальной части гипофиза — ясно обозначен небольшой фолликул, богатый плазмой и интенсивно окрашивающийся эозином. Bock (1928) нашел все гистологические элементы взрослого состояния в гипофизе у личинок колюшки *Gasterosteus aculeatus* на 2-й неделе после их вылупления. Kerr (1940) нашел, что у личинок форели при наличии еще большого желточного пузыря имеются в гипофизе ацидофильные элементы.

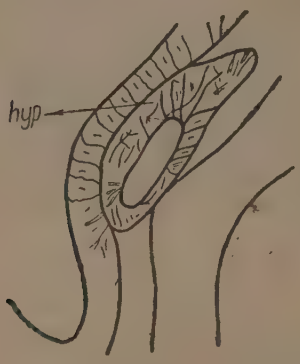


Рис. 8. Гипофиз севрюги на 2-й день после вылупления

Рис. 9. Гипофиз севрюги на 10-й день после вылупления

Сопоставляя эти данные с морфологической дифференцировкой гипофиза, описанной выше для севрюги, — можно считать, что, очевидно, во II и III периоды гипофиз является уже физиологически активным.

IV. Обсуждение полученных результатов

1. Периодичность развития

Сравнительное изучение ряда одновременно протекающих жизненных процессов в раннем постэмбриональном онтогенезе севрюги показало, что естественное течение каждого из них находится при своем развитии в тесной коррелятивной связи с остальными, причем, на основании возрастных изменений всего сложного комплекса изученных морфофизиологических явлений, можно сделать вывод, что весь онтогенез севрюги в этом раннем периоде ее жизни распадается на несколько естественных этапов, отличающихся характерными чертами интенсивности процессов дыхания, роста, дифференцировки и роли гормональных воздействий.

Анализ описанных выше изменений в этих процессах заставил нас разбить всю цепь раннего постэмбрионального развития севрюги на отдельные звенья — 4 периода.

Дадим здесь общую характеристику каждого из них.

I период — примерно первые 4 дня после вылупления; длина в течение этого периода увеличивается в среднем от 8 до 16 мм. Наиболее существенным признаком этого физиологического цикла надо считать эмбриональный характер основных процессов жизнедеятель-

ности организма: прежде всего — тесная зависимость их от основного эмбрионального органа — желточного пузыря, являющегося органом питания и дыхания в этот период; эмбриональным является и характер большинства тканей организма, которые постепенно втечение первой стадии развития получают гистологическую дифференцировку. Газообмен на этом этапе развития отличается очень высокой интенсивностью, которая, хотя постепенно снижается, но все же сохраняет свой повышенный уровень. Эта особенность очевидно определяется указанным выше эмбриональным характером организма, отличающимся, как известно, всегда более повышенным уровнем метаболизма. Высокие числа в первые часы после вылупления мы объясняем энергичным окислением недоокисленных продуктов обмена (накопившихся в тканях эмбриона к концу инкубационного периода, благодаря наличию яйцевых оболочек, затрудняющих обмен); освобождение эмбрионов от них облегчает процесс окисления. Однако это постепенное уменьшение интенсивности дыхания возможно обусловлено еще и другим фактором — формообразовательными процессами: очень вероятно, что постепенная редукция сети кровеносных сосудов на желточном пузыре ведет к значительному понижению окислительных процессов. Энергия процессов роста в I периоде развития также очень высока: скорость роста в первые сутки колебалась в разных сериях от 0.552 до 0.666; достигала максимума на вторые сутки, когда желток резорбирован примерно на половину ($Cv = 0.880—0.981$), после чего наблюдается постепенное снижение интенсивности роста; но даже минимальная высота в скорости роста в I периоде (0.336) — выше чем Cv всех остальных периодов развития. Так как питательные вещества, представляющие строительный материал для процессов роста в этом периоде, присутствуют в желточном пузыре в большом количестве, — закономерное снижение интенсивности роста возможно объяснить той описанной И. И. Шмальгаузеном антагонистической зависимостью процессов роста от процессов дифференцировки, согласно которой с усилением гистогенеза тканей при росте, его скорость падает.

Состояние щитовидной железы в этом периоде позволяет считать, что она уже начала функционировать. Однако ее малый объем — небольшая высота эпителиальных клеток — указывает на еще очень слабую ее активность.

Мы назвали этот I период развития — предличиночным, эмбриональным — благодаря тому, что развитие организма втечение этого периода принципиально мало чем отличается от развития внутри яйцевых оболочек. Лучшие условия для обмена веществ и бо́льшая подверженность механическим воздействиям — из-за отсутствия яйцевых мембран, затрудняющих свободный обмен, но защищающих зародыш от повреждений — вот и все отличия этого периода от периода развития в яйце; они скорее экологического чем морфофизиологического характера.

II период развития приходится на 4—10-дневный возраст (длина личинок увеличивается от 16 до 19 мм). По всем основным процессам жизнедеятельности этот период сильно отличается от предыдущего. Главным признаком, определяющим его характерные особенности, надо считать его личиночный характер. Подобно многим другим рыбам, севрюга не сразу после резорбции желточного пузыря принимает все черты взрослой рыбы: известный период, между редукцией эмбриональных органов и образованием органов дефинитивных, у нее функционируют провизорные органы, позволяющие называть этот период — личиночным. Таким провизорным органом у личинок севрюги являются их наружные жабры. Очень вероятно, что понижение интенсивности метаболизма, отмеченное, как характерная черта физиологии II этапа, обусловлено меньшим совершенством этой системы органов дыхания, и депрессия в метаболизме обусловливает депрессию остальных функций. Однако большое значение имеет очевидно и состояние голодания организма, наступающее вследствие истощения запасов желтка и неустано-

вившегося самостоятельного активного питания личинок. Это сказывается и на процессах роста, который останавливается, а иногда даже становится отрицательным, вследствие того, что организм личинки начинает питаться за счет тканей собственного тела. Очень характерно состояние в этом периоде щитовидной железы: уменьшается ее объем, плотный коллоид наполняет все ее фолликулы, очень сближенные; высота клеток железистого эпителия стала значительно меньше — картина состояния железы свидетельствует о полной инактивности этого органа, деятельность которого, как известно, находится в тесной связи с общим метаболизмом организма.

III период приходится на 10—26-дневный возраст. На этом этапе осуществляется окончательный переход севрюги из личиночной фазы развития в стадию сформированной рыбки.

В естественных условиях в этом периоде совершается и переход мальков волжской севрюги из реки в солоноватые воды Каспия.

Изучение дыхания, роста и процессов дифференцировки выявило ряд характерных изменений в физиологии организма севрюги на этом этапе развития. После глубокой депрессии основных физиологических процессов, столь характерной для II (личиночного) этапа развития, с самого начала III этапа наблюдается подъем всех этих жизненных процессов; очень заметно повышаются: уровень интенсивности дыхания, энергия роста, дающая при условии хорошего питания личинок очень большой прирост, наконец, процессы дифференцировки наружного скелета. На этом этапе развития личинки переходят от дыхания наружными жабрами к более совершенному способу дыхания — посредством внутренних жабр, ставшему возможным, благодаря развитию висцерального скелета и нагнетательной мускулатуры. Наружные жабры редуцированы полностью. Исчезновение личиночных органов наряду с быстро идущим в начале III этапа развитием органов дефинитивных привело нас к мысли об аналогии между III периодом развития у севрюги и метаморфозом у амфибии, для которого, как известно, характерны следующие черты: 1) резорбция у головастиков наружных жабр, 2) редукция личиночных роговых зубов, 3) временная редукция веса, 4) временное ослабление и даже прекращение питания. Наконец, исследованиями Groebbels (1922), Helff (1926) и Wills (1936) установлено повышение интенсивности дыхания в начале метаморфоза. Все эти признаки выражены также у севрюги в конце II и начале III периодов.

Изучение развития щитовидной железы у севрюги полностью подтвердило правильность нашего предположения. Подобно тому, как в начале метаморфоза амфибий их щитовидная железа обнаруживает признаки резкой гиперфункции — и у севрюги при переходе ее от II к III периоду — щитовидная железа обнаруживает резкие изменения, свидетельствующие о переходе ее от описанного выше состояния полной инактивности в состояние сильной гиперфункции, что выражается в увеличении ее общей массы (благодаря дифференцировке ее на новые фолликулы), в изменении структуры клеток железистого эпителия, свидетельствующем о повышении их секреторной функции, наконец, в сильном разжижении и вакуоляризации коллоида и выведении его из полости фолликул.

Данные определений поглощения кислорода личинками севрюги показывают, что в период 23—24 дней в организме севрюги, перед окончательным переходом в стадию сформированного малька, происходят снова какие-то глубокие, ближе нами еще не изученные преобразования, сопровождающиеся снова кратковременными резкими изменениями интенсивности дыхания и роста. Новый подъем дыхания в конце периода метаморфоза при окончательном превращении головастиков в лягушку — отмечает и Helff в той же статье. Сходство в процессах роста и в состоянии щитовидной железы в периоды 10—20 дней и 20—27 дней заставило нас объединить оба эти периода в один.

IV период (рыбки старше 27 дней) отличается от предыдущих значительно

меньшей лабильностью основных жизненных функций организма: и интенсивность дыхания и скорость роста протекают спокойно без резких изменений, и на уровне значительно более низком, чем в периоды эмбриональный и переходный. Процессы дифференцировки к наступлению IV периода уже закончены и организм рыбок приобрел значительно бо́льшую физиологическую устойчивость к неблагоприятным воздействиям.

С очень большой вероятностью можно высказать предположение, что на этом этапе онтогенеза севрюги окончательно сложился — как целостная система — механизм, регулирующий основные физиологические процессы организма. Какова его природа, какова роль гормональной и нервной регуляции в этом механизме — могут сказать только специальные физиологические исследования. Мы же, на основании своих наблюдений над выживанием, газообменом, ростом и развитием, можем пока только сделать вывод о том, что с этой стадии развития несомненно начинают действовать в организме такие центры регуляции, которые являются значительно более совершенными, чем механизмы регуляции трех предыдущих циклов развития.

Нам кажется, что периодичность развития, описанная нами для развития севрюги, является общей закономерностью постэмбрионального развития рыб (а может быть и развития животных вообще?). Имеются ли литературные данные, подтверждающие это наше предположение, а также и другие закономерности, отмеченные нами в изменениях роста и дыхания?

К сожалению, одновременного исследования возрастных изменений дыхания, роста и процессов дифференцировки на протяжении раннего развития — от момента вылупления личинок и до окончательного сформирования их во взрослую рыбку, — не проводилось. Бо́льшая часть подобных работ относится к эмбриональному периоду развития рыб до их вылупления (в последние годы — работы А. Н. Трифоновой с сотрудниками, а также работы более старые). Значительно меньше исследований, относящихся к изучению роста и дыхания рыб после вылупления и до резорбции желточного пузыря.

Kronfeld и Scheminsky (1926) изучали рост форели начиная с 30-го дня после оплодотворения, когда зародыш еще заключен в яйцевую оболочку, а также втечение нашего I периода, т. е. от вылупления до резорбции желточного мешка. В их наблюдениях интенсивность роста при вылуплении снижалась, затем снова повышалась, достигая наибольшего уровня примерно в середине I периода, и после этого темп роста непрерывно уменьшался до окончательной резорбции желточного пузыря. Аналогичный ход скорости роста с максимумом ее в период, когда половина запасов желтка потреблена зародышем и с последующим постепенным более или менее крутым падением роста до полного всасывания пузыря наблюдали: Gray (1928) у форели (*Salmo fario*), Nowak (1935) у карпа (*Cyprinus carpio*) и Привольнев (1938) у лосося (*Salmo salar*).

Наши наблюдения над ростом севрюги втечение I периода, как показано выше, выявили ту же закономерность, подъем энергии роста в возрасте, когда желтка потреблено примерно наполовину, — и постепенное падение роста по мере дальнейшей резорбции желтка.

То же можно сказать и относительно имеющихся в литературе данных по интенсивности дыхания — на основании исследований:

Kawajiri (1925), работавшего с эмбрионами лосося (*Oncorhynchus masu*), Gray (1926) и Wood (1932), изучавших дыхание эмбрионов форели (*Salmo fario*), Schlank (1933), работавшего с эмбрионами форели (*Trutta iridea*), Привольнева (1938), изучавшего дыхание эмбрионов лосося (*Salmo salar*) и, наконец, Безлера (1939), работавшего с личинками верховки (*Leucaspius delineatus*).

Все эти исследования отмечают падение интенсивности дыхания в период резорбции желточного мешка. В работах Gray, Wood и Привольнева снижение интенсивности дыхания начинается в период, когда желток потреблен наполовину. На этод период, характеризующийся, как указано выше, максимумом скорости роста, приходится по наблюдениям Привольнева и максимум интенсивности дыхания лосося. В наших опытах этого совпадения максимумов интенсивностей дыхания и роста на наблюдалось.

Однако возможно, что если бы мы проводили измерение дыхания у эмбрионов севрюги, развивавшихся без яйцевых оболочек с момента первых их движений в икринках, мы смогли бы отметить подъем интенсивности их дыхания в период, охарактеризован-

ный нами, как период первого — после нормального вылупления — подъема энергии роста (2-дневный возраст).

Яйцевые оболочки севрюги, затрудняя газообмен эмбрионов, способствуют накоплению в их тканях недоокисленных продуктов обмена. Освобождение от оболочек приводит к сильному повышению процессов окисления, что может быть замаскирует то повышение дыхания на 2-й день после вылупления, которое обусловлено не внешними причинами, а внутренними закономерностями развития.

Нет ясно выраженного подъема интенсивности дыхания в середине I этапа и у личинок верховки в опытах Безлера, проведенных при 22 и 25°.

Наблюдения Безлера представляют для нас особый интерес, потому что он не заканчивает опытов на периоде полной резорбции желточного пузыря, а продолжает их до более позднего возраста, — когда личинки верховки переходят на жаберное дыхание и на активное питание. На этой стадии, соответствующей началу нашего III физиологического цикла, интенсивность дыхания личинок верховки возрастает, подобно тому, как это наблюдалось в наших опытах с дыханием севрюги.

Подводя итоги нашему краткому литературному обзору, мы можем заметить, что отмеченные нами особенности I и II периодов развития в интенсивности дыхания и роста — свойственны также анологичным периодам у других рыб; данные же Безлера о подъеме дыхания личинок в период перехода на жаберное дыхание подтверждают то же и для III периода развития.

Как ни малочисленны литературные данные, но их полное согласие с фактами, полученными нами, позволяет предполагать, что они так же являются отражением периодичности в развитии, которую мы считаем одной из основных общих закономерностей онтогенеза рыб.

2. Критические стадии

Другой общей закономерностью развития мы считали отмеченное нами в раннем постэмбриональном развитии севрюги наличие резких скачкообразных изменений в течении процессов дыхания, роста и дифференцировки на определенных этапах развития, совпадающих с моментами перехода организма из одного периода в другой. Эти этапы, характеризующиеся также резким понижением физиологической устойчивости организма, мы назвали критическими стадиями. Дадим краткую общую характеристику их.

1-я критическая стадия приходится примерно на 4-й день после вылупления, т. е. на возраст, когда эмбриональная фаза онтогенеза сменяется фазой личиночной. В опытах по дыханию мы наблюдали на этом этапе развития кратковременное снижение интенсивности дыхания с быстро следующим за ним подъемом; энергия роста резко падала, дифференцировка же шла интенсивно: дифференцировался пищеварительный тракт, начинали функционировать наружные жабры и т. д. Резко понижалась в возрасте 4-х дней сопротивляемость организма к неблагоприятным воздействиям внешней среды. Изменения происходили и в поведении личинок севрюги. Так, та положительная фототаксическая реакция, которая очень резко выражена у севрюги в первые дни после ее вылупления, на 4-й день, по наблюдениям Н. Н. Дислера и П. М. Куличенко, исчезала, появляясь снова уже несколько позже.

2-я критическая стадия отмечена в возрасте 10—13 дней, когда у молоди севрюги заканчивался личиночный этап развития. И на этой стадии отмечено резкое снижение дыхания с быстро следующим за ним подъемом, а также скачкообразное изменение в интенсивности роста и энергичное протекание процессов дифференцировки наружного скелета на этапе, следующем непосредственно за подъемом дыхания и роста. Для этой стадии очень характерно резкое повышение активности щитовидной железы. Физиологическая сопротивляемость организма факторам внешней среды также сильно понижалась: второй максимум смертности личинок приходился как раз на этот этап развития.

3-я критическая стадия относится к возрасту 24—26 дней, когда личинки севрюги переходят в окончательно сформировавшихся рыбок. И для этой стадии отмечено очень кратковременное, но значительное понижение интен-

сивности дыхания, предшествующее очень резкому ее подъему, а также резкое кратковременное изменение в энергии роста. Смертность молоди севрюги в этот период при недостаточно благоприятных условиях очень сильно повышалась.

В приведенной характеристике трех критических стадий раннего постэмбрионального развития севрюги останавливает внимание общность их характерных признаков. Для всех этих стадий отмечены: 1) понижение физиологической сопротивляемости организма — его повышенная чувствительность к внешним воздействиям; 2) очень большая лабильность процессов обмена веществ и роста; 3) энергичное протекание процессов дифференцировки в конце критической стадии.

Что же лежит в основе этих резких изменений жизнедеятельности организма на определенных этапах его онтогенеза, являющихся переломными моментами, отделяющими переход его из одной физиологической фазы развития в другую? Состояние наших знаний о процессах индивидуального развития, как о закономерной смене различных физиологических фаз, отличающихся характером процесса обмена веществ и энергии, еще далеко недостаточно как мы указывали и в нашем введении, для понимания основных закономерностей онтогенеза. Поэтому вместо ответа на поставленный вопрос мы можем только высказать предварительное предположение — рабочую гипотезу, которая сможет облегчить нам дальнейшее более углубленное изучение этих критических стадий и периодичности в онтогенезе.

Весь путь развития организма далеко не является непрерывным рядом постепенных возрастных изменений морфологии и физиологии организма. Индивидуальное развитие скорее надо представить как цепь, состоящую из отдельных звеньев — резко отграниченных этапов, характеризующихся определенными процессами морфогенеза, характером и интенсивностью процессов метаболизма и роста. При этом втечение каждого этапа все формообразовательные и физиологические процессы находятся в характерных для него взаимодействиях и в гармоничном сочетании, которое резко нарушается при смене этапов. Эта смена является для организма серьезным переломным моментом, во время которого прежде всего нарушается, очевидно, регуляторная работа, поддерживающая все процессы жизнедеятельности организма на определенном уровне, а вследствие этого нарушения, очевидно, и наблюдается резко выраженная их лабильность на этих стадиях развития. Возможно, что следствием нарушения регулятивных процессов является также и отмеченное нами значительное понижение в эти моменты физиологической сопротивляемости организма севрюги к вредным воздействиям.

Нам кажется далее, что уже на основании данных наших небольших экспериментальных физиологических наблюдений над развитием севрюги можно предполагать втечение критических стадий переключение организма от менее совершенных механизмов регуляции к более совершенным. Втечение эмбриональной фазы развития (а может быть и личиночной), когда организм менее дифференцирован, регуляторами функций и морфогенезов в нем являются, очевидно, парагормоны (внутриклеточные гормоны, „организаторы“ Шпемана, витамины и др.), отличающиеся, как известно, высокой физиологической активностью. При переходе к III периоду развития большую роль начинают играть в организме продукты секреции эндокринных желез — гормоны, становящиеся доминирующим механизмом регуляции. Наконец, с начала IV периода онтогенеза севрюги в роли основного регуляторного механизма вероятно выступает и нервная система, являющаяся значительно более совершенным регулятором, чем гормональная химическая регуляция трех предыдущих циклов. Этим мы объясняем и спокойное течение процессов дыхания и роста с почти неизменной интенсивностью, и очень заметное сглаживание суточных ритмических изменений газообмена, так резко выраженных в более ранних стадиях развития (Олифан, 1940), наконец, ту большую физиологическую сопротивляемость различным вредным внешним воздействиям, которые отмечены нами для севрюги в возрасте вполне сформиро-

вавшегося малька. Так, наши экспериментальные наблюдения над возрастными изменениями осморегуляторных способностей у севрюги (Олифан, 1938) показали, что мальки втечение IV периода проявляют большую стойкость к повышению солености среды, легко перенося до 22.5‰; втечение же I и II циклов предельной соленостью является уже 7.5‰.

Предполагаемая смена регуляторных механизмов в ранние циклы постэмбрионального онтогенеза происходит в тесной зависимости и от процессов обмена веществ и от морфогенеза не только на более ранних этапах развития, когда сами регуляторы являются продуктами метаболизма, но и на более поздних стадиях, когда регуляторные функции принадлежат гормонам эндокринных желез; развитие функции этих органов в свою очередь находится в тесной зависимости от уровня общего метаболизма в организме, находящегося в зависимости от степени дифференцировки органов дыхания. Из всего сказанного следует, что для понимания критических стадий в онтогенезе необходимы многосторонние и углубленные исследования биохимических, физиологических и формообразовательных процессов, протекающих на этих важных для организма этапах развития.

Что известно о критических стадиях по более ранним исследованиям? Находятся ли наши факты и толкования их в согласии или в противоречии с фактами и толкованиями других авторов? Указаний на наличие критических стадий в развитии животных немного. Остановимся на важнейших из них.

В работе Stockgard (1921), изучавшего появление уродств у эмбрионов рыб при температурном и других воздействиях на стадию гаструлы, и первого введшего в науку о развитии термин „критический период",—как отличительные черты этого периода отмечены: повышенная чувствительность и большая ускоренность процессов развития. Р. Гольдшмидт (1933), получавший аберрации узора на крыле бабочек воздействием температуры и других факторов в конце личиночной стадии, считает, что особо повышенная чувствительность этого критического периода к внешним факторам вызвана тем, что в нем, как в узловой точке, пересекаются скорости очень многих процессов, идущих до этого независимо; темп их становится значительно более энергичным. Lehmann (1936), анализируя те изменения эмбриональных процессов развития у позвоночных, которые получены в механике развития путем различных экспериментальных воздействий, особое внимание останавливает на значении для них критических фаз развития. Как характерные черты этих фаз, он отмечает: их кратковременность, повышенную чувствительность и то, что они предшествуют периоду окончательной детерминации органов. П. Г. Светлов (1937), изучавший действие различных внешних факторов на хвостовой зачаток амфибий, считает стадию хвостовой почки периодом повышенной чувствительности и окончательной детерминации хвостового зачатка, и называет этот период критическим. Опираясь на учение о физиологических градиентах Чайльда, по которому повышенная чувствительность совпадает с повышением метаболизма, Светлов считает, что характерные особенности критического периода — большая скорость процессов развития и очень интенсивный метаболизм — создают „перенапряжение" деятельности организма, результатом которого является понижение регуляторной деятельности и повышение чувствительности. Наконец, А. Н. Трифонова (1939) характеризует критические периоды следующими чертами: 1) сдвигом пастер-мейергофовского равновесия в сторону уменьшения анаэробных процессов расщепления, 2) общим ослаблением обмена веществ и 3) лабильностью обмена веществ, следствием которых является повышение чувствительности.

Ни одна из приведенных характеристик критических стадий не находится в противоречии с нашей, а также с нашим толкованием их, наоборот, все приведенные описания критических фаз развития только подтверждают наше заключение о том, что они являются одной из общих закономерностей онтогенеза животных и поэтому требуют значительно более углубленного изучения, чем это имело место до сих пор.

3. Роль щитовидной железы в развитии и росте рыб на ранних стадиях

Исследования возрастных изменений гистологических структур щитовидной железы у севрюги, наблюдения над ее ростом, а также приведенные выше рассуждения поставили перед нами вопрос о том большом значении для практики выращивания молоди осетровых (а возможно и других рыб),

которое очевидно имеет критическая стадия развития, приходящаяся на переломный момент от II физиологического периода к III.

Мы высказали предположение, что при достаточно полном знании того периода, втечение которого гормон щитовидной железы является важным регулятором жизненных функций развивающегося организма, мы могли бы создавать условия пищевого и газового режимов, которые дали бы возможность получить очень большой эффект при выращивании молоди рыб. Мы не будем в настоящей статье развивать эту сторону подробнее. Несколько более детально мы остановились на ней в нашей статье, помещенной в журнале „Рыбное хозяйство" (1940). Коснемся здесь только вопроса, можем ли мы рассматривать участие гормональной деятельности щитовидной железы при переходе личиночной фазы развития в фазу вполне сформировавшихся рыбок — как одну из общих закономерностей развития рыб, или же эта роль щитовидной железы свойственна только развитию осетровых рыб. Для решения этого вопроса мы обратились к литературе и нашли очень убедительное доказательство большой роли щитовидной железы в соответствующий период — развития у целого ряда рыб.

Мы приведем здесь наиболее интересный в этом отношении материал: статью Murr и Sklower (1928) и статью Hagen (1936), описывающих развитие щитовидной железы у речного угря, а также статью Hoar (1939) о развитии этой железы у атлантического лосося. Речной угорь, как известно, проходит стадию метаморфоза, во время которой он так сильно изменяется, что долгое время его принимали за самостоятельный род — *Leptocephalus*. В обеих названных статьях описываются такие изменения в структуре щитовидной железы угря за время его метаморфоза, которые говорят об очень сильном повышении ее активности: значительно увеличивается ее объем и высота клеток эпителия; коллоид в полости фолликул частью сильно вакуолизирован, частью полностью удален из фолликул. Однако такое же состояние повышенной активности щитовидной железы, оказывается, выражено также и у атлантического лосося, у которого отсутствуют на этапе перехода в стадию оформившейся рыбки резкие морфологические изменения, позволяющие употреблять термин метаморфоз. По наблюдениям Hoar, максимальная активность щитовидной железы приходится на стадию перед выходом его в море, и Hoar проводит аналогию между этой стадией развития лосося и периодом метаморфоза у лягушки и у угря.

Приведем еще один пример тех коренных изменений, которые могут происходить в организме у рыб во время критической стадии развития, связанной с резким повышением физиологической активности щитовидной железы. В семействе *Gobiidae* имеются два рода: *Periophtalmus* и *Boleophtalmus*, которые после метаморфоза переходят от водного морского существования к сухопутному на низменных, покрытых мангровыми зарослями берегах Зондских островов (Harms, 1934). Во время метаморфоза у них (особенно резко у *Periophtalmus*) происходит ряд морфологических изменений: изменяются кожа и жаберная полость, становящиеся органами дыхания в воздушной среде, грудные плавники, приобретающие способность к передвижению на суше, и глаза, передвигающиеся на верхнюю часть головы. Harms получал у *Periophtalmus*, путем кормления его в период метаморфоза щитовидной железой, ускорение и более резкое выражение этих изменений. Таким же экспериментальным путем добивался Harms выхода на сушу, с ясными признаками изменений в структуре кожи, рода *Gobius*, ведущего, обычно только водный, придонный образ жизни. Приведенные факты являются ярким примером громадной роли щитовидной железы, как регулятора глубоких изменений, происходящих на определенной критической стадии развития рыб.

Всесоюзный Научно-исследовательский институт морского рыбного хозяйства

Поступило 23 XII 1944

ЛИТЕРАТУРА

Безлер Ф. И. ДАН, **23**, 1, 1939.
Гольдшмидт Р. Природа, 5—6, 1933.
Мильштейн В. Рыбное хозяйство, 6, 1940.
Олифан В. И. ДАН, **29**, 8—9, 1940.
Олифан В. И. Рыбное хозяйство, **12**, 12, 1940.
Олифан, рукопись, 1938.
Светлов П. Г. Арх. анат., гист. и эмбриол., **16**, 2, 1937.
Трифонова А. Н. Арх. анат., гист. и эмбр., 22, 1, 1939.
Bock F. Ztschr. Zool., **131**, 645, 1928.
Gray I. Brit. J. of Exp. Biol., **4**, 2, 1926.
Gray I. Brit. J. of Exp. Biol., **6**, 110, 1928.
Groebbels F. Ztschr. f. Biologie, **75**, 3—4, 1922.
Hagen F. Zool. Jahrbuch, **61**, 467, 1936.
Harms I. „Wandlungen des Artgefüges", Tübingen, 1934.
Helff O. M., J. Exp. Zool., **45**, 69, 1926.
Hoar W. S. J. of Morph., **65**, 2, 1939.
Kawajiri M. J. Imp. Fish. Inst., **21**, 1925.
Kerr T. Proc. Roy. Soc. of Edinburg, **60**, 224, 1940.
Kronfeld und Scheminsky. Roux Arch. f. entw. Mech., 107, 1926.
Kryzanovsky S. G. Zoolog. Jahrb., **58**, 1, 1934.
Lehmann F. E. Die Naturwissenschaft, **26**, 1936.
Murr E. und A. Sklower. Ztschr. vergl. Physiol., **7**, 279, 1928.
Nowak W. Zeitschr. f. Fischerei, **33**, 2, 1935.
Schlank W. Bioch. Ztschr., **267**, 1, 1933.
Schmalhausen I. I. Roux Arch. f. entw. Mech., 11, 1927.
Stockgard Ch. Am. J. of Anat., **28**, 2, 1921.
Wills I. A. J. Exp. Zool., **73**, 1936.
Wood A. H. Brit. J. of Exp. Biol., **9**, 2, 1932.
Woudman A. S. J. of. Morph., **65**, 3, 1939.

V. I. OLIFAN. PERIODICITY IN THE DEVELOPMENT AND CRITICAL STAGES OF THE EARLY POSTEMBRYONIC ONTOGENESIS OF *ACIPENSER STELLATUS*

SUMMARY

During the summers 1938—1939 observations were carried out on Volga which concerned physiology and morphology of the early postembryonic development of the *Acipenser stellatus*, beginning with its hatching from the eggshells up to about two months.

Comparative studies of changes with ageing observed in the processes of respiration, growth, general morphological differentiation and development of the endocrine organs (thyroid gland and hypophysis), as well as variations in the survival of specimens in different stages of development have lead us to the following conclusions:

1. Changes with ageing in each of the studied processes are so closely correlated with changes in all other processes that we were able to represent the whole of the early postembryonic ontogenesis of the *Acipenser stellatus* as a chain of complex, morphophysiological regularly proceeding changes consisting of separate well delimited links or biological periods.

The 1rst period—up to 4 days of age from hatching is characterized by a close dependence of all the main living processes from the embryonic organ — yolk vesicle: nutrition is proceeding exclusively at the expense of the stored yolk; respiration is secured by means of a net of blood vessels covering its surface. Body tissues are for the most part of embryonic character and only gradually undergo histological differentiation. A large amount of undifferentiated cell material is still accumulated in the thyroid gland but the latter is already physiologically active, although to a very small degree. High level of breathing intensity (average intensity — 1560) and of energy of growth ($Cv = 0.656$) established in our observations are apparently determined by the embryonic character of the 1rst period as described. We have termed this period embryonic prelarval period.

The 2nd biological period (from 4 to 10 days of age) is characterized by a deep depression of all the fundamental living processes. The yolk vesicle disappears, active nourishment is however very insufficient, the definitive gill apparatus is not yet formed and external gills act as a compensatory respiration organ instead of the reductive net work of yolk vesicle blood vessels. The energy of growth decreases so strongly that even negative growth prevails; intensity of breathing is markedly lowered (average intensity — 0.414). Thyroid gland is in a state of inactivity: its volume, as well as the height of the glandular epithelial cells are decreased; folliculi cavities are filled with dense colloid. We have termed this period — larval period.

The 3rd biological period covers the interval between 10 and 26 days of age, namely up to the complete transformation of the *Acipenser stellatus* larva into a fully developed fish. This stage of development characterized by considerably hightened levels of breathing intensity (average — 0.705) and growth ($Cv = 0.132$), is termed — transitory period.

During this period, under conditions of an adequate food supply, the larvae may give a very large increase in weight. From the very beginning of the 3rd period the thyroid gland functioning is markedly raised reaching its maximum between the 13th and the 16th day. Its volume increases due to differentiation into new folliculi. The epithelial cells are gaining in height, colloid is thinning, vacuolizing and coming out of the folliculi. In connection with the development of the visceral skeleton and of the pressing musculature this period is characterized by a change from the respiration with the external gills to the respiration with the aid of a more effective organ — the definitive iuternal gills. Simultaneously an intensive differentiation of the outer skeleton of the *Acipenser stellatus* is observed.

The 4th biological period (fry older than 27 days) is characterized by a much more constant and a lower level of breathing and growth processes as compared with the 1rst and the 3rd periods (average intensity of breathing 0.387; $Cv = 0.038$). Physiological resistance to unfavourable influences becomes considerably higher.

2. Transition of a developing organism from one biological period to the other is marked by sharp, jumplike changes observed in the processes of breathing, growth and differentiation, as well as considerable increase in the susceptibility to external influences expressed in an increase of mortality.

We have termed these breaking points critical stages of development. In the early postembryionic stage of developmeni of the *Acipenser stellatus* they fall onto the 4th, 13th — 14th and 23rd — 25th day after hatching.

Peculiar features of these critical stages are the following:

1. Increased susceptibility to unfavourable external influences. 2. Greater lability of the processes of respiration and growth. 3. Intensive differentiation processes following the critical stages in case of an earlier development.

Study of the 2nd critical period (13th — 14day) was accomplished in greater detail. Morphological changes, peculiarities of growth and respiration processes, and particularly changes in the thyroid gland condition enabled us to draw an analogy between this critical stage in fishes and the beginning of the metamorphosis in amphibia. Highly intensified physiological activity of the thyroid gland may be considered as one of the main factors guiding the organism into a new line of development, its hormone being apparently a powerful regulating mechanism of all living processes beginning with the third stage of development.

It is highly probable that the presence of the critical stages in the early postembryonic period is due to the transition of the organism from less perfect to more perfect regulating mechanisms representing in every given biological period a definite harmonic combination; the latter is strongly disturbed in the breaking moments, owing to which changes in a number of phenomena and

increase in the susceptibility of the organism are brought about. It is possible also that in the 2nd critical stage the regulation function passes from the „parahormones“ (Speman's organizers“, vitamines, metabolism products) characterizing the embryonic stage of development to the hormones of the endocrinic glands, and that in the 3rd stage nervous system begins to more closely participate in the regulative function.

Our observations concerning growth and metabolism of the *Acipenser stellatus* during the period of the thyroid gland hyperfunction that is coinciding with the entrance of the *Acipenser etellatus* in the Caspian sea, as well as the data dealing with the condition of the thyroid gland of the eel during its metamorphosis, before passing from the sea to the river (Murr Sklower, 1928; Hagen, 1936), of the atlantic salmon in the stage „smolt“, before passing from the river to the sea (Hoar, 1939), and finally that of the *Periophtalmus* of the Malay Archipelago islands during the metamorphosis before leaving the sea, enabled us to advance a suggestion with regard to the higly important role of the intensification of the thyroid gland function in a certain stage of individual development of fishes not only in the ontogenesis but in the phylogenesis as well.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СОЮЗА ССР
BULLETIN DE L'ACADEMIE DES SCIENCES DE L'URSS
Отделение биологич. наук № 1, 1945 Classe des sciences biologiques

Л. В. КРУШИНСКИЙ

ВЗАИМООТНОШЕНИЕ МЕЖДУ АКТИВНО- И ПАССИВНО-ОБОРОНИТЕЛЬНЫМИ РЕАКЦИЯМИ У СОБАК

(*Представлено академиком* Л. А. Орбели)

Предмет и задача исследования

Среди собак часто встречаются так называемые „злобнотрусливые" особи, у которых одновременно проявляются и пассивно-оборонительная (трусость) и активно-оборонительная (злобность) реакции поведения. Поведение злобно-трусливой собаки весьма характерно: при приближении к ней незнакомого человека, собака издали лает на него, но когда человек подходит на близкое расстояние—собака убегает, а отбежав на некоторое расстояние, продолжает лаять. После этого обычно начинается смена одной реакции другой. При резких движениях, дразнении — собака подбегает к незнакомому человеку, пытаясь его укусить, но обычно, не добежав, поджимает хвост и убегает. При дразнении собаки или при попытке уйти от нее собака бросается на незнакомца, пытаясь укусить его; если остановиться или сделать на собаку наступательное движение, она сейчас же, поджав хвост, убегает.

Можно предположить, что поведение таких собак является единым процессом поведения, причем при более сильных раздражениях активно-оборонительная форма защиты переходит в пассивно-оборонительную. Подходящий к собаке издалека человек сначала вызывает только одну активно-оборонительную реакцию, но по мере его приближения (усиление раздражения) активно-оборонительная реакция переходит в пассивно-оборонительную и в этом периоде в поведении собаки начинается колебание от одной формы защиты к другой. Еще более сильное раздражение (приближение к самой собаке) может привести к полному переходу активно-оборонительной реакции в пассивно-оборонительную и собака будет проявлять только одну трусость. [1]

Согласно этому возможному объяснению имеется единая оборонительная реакция с двумя формами (вернее ступенями) проявления—злобностью и трусостью.

Помимо этого возможно предположить, что активно- и пассивно-оборонительные реакции являются двумя самостоятельными физиологическими процессами. У злобно-трусливой собаки один и тот же раздражитель вызывает одновременно обе реакции поведения, каждая из которых протекает в нервной системе автономно. Согласно этому взгляду нет единой оборонительной реакции, а есть две оборонительные реакции, причем сильное выраже-

[1] Высказываются предположения, что у трусливых собак нервная система находится на границе парабиотического состояния. Так, например, Орлов пишет: „Весьма вероятно, что трусливые собаки представляют собой животных, нервная система которых, вследствие гуморальных причин (деятельности желез внутренней секреции) или генетических причин, находится на границе парабиотического состояния. Действие раздражителя определенной силы и качества у подобных собак вызывает разлитое перевозбуждение в нервной системе, следствием которого является состояние полного внешнего торможения (трусость)".

ние одного из компонентов может привести к полному подавлению противоположного.

Задачей настоящей работы было выяснение того, являются ли активно и пассивно-оборонительные реакции самостоятельными физиологическими процессами и существует ли между ними предполагаемый антагонизм, или активно- и пассивно-оборонительные реакции являются различными формами одного и того же физиологического процесса?

Мы полагаем, что активно- и пассивно-оборонительные реакции являются самостоятельными реакциями поведения.

Какие данные говорят в пользу этого предположения?

Во-первых, по своему филогенетическому происхождению, эти реакции являются, повидимому, совершенно независимыми.

Активно-оборонительная реакция, надо полагать, возникла в результате искусственного отбора по этому признаку. Эта реакция является одним из тех полезных признаков поведения собаки, ради которого человек втечение стольких веков держал и держит собаку.

Что касается пассивно-оборонительной реакции, то ее происхождение надо считать зависящим от различных причин. Одной из причин распространения среди собак пассивно-оборонительной реакции является генетическая обусловленность данной реакции поведения (Крушинский, 1938). Кроме того, пассивно-оборонительная реакция может иметь не генетическую природу; она может возникнуть под влиянием неблагоприятных условий воспитания собак (Майоров; 1938).

Собранный мной генетический материал (Крушинский, 1938) указывает на вероятность независимого наследования активно- и пассивно-оборонительных реакций. Таким образом по своему происхождению и наследованию эти реакции, видимо, возникают независимо друг от друга.

Во-вторых, в поведении злобно-трусливых собак наблюдается особенность, которая делается понятной при допущении независимого существования обоих оборонительных процессов. Если подойти к вольеру, в котором находится злобно-трусливая собака, она лает, кидается на незнакомого человека. Если пришедший делает резкие движения, собака продолжает лаять. Но если подошедший человек некоторое время будет стоять совершенно спокойно (иногда бывает достаточно 5—10 сек.), собака перестанет лаять, подожмет хвост и убежит. Этот факт хорошо объясняется, если допустить, что у злобно-трусливых собак происходит независимое протекание обоих физиологических процессов, лежащих в основе активно- и пассивно-оборонительных реакций. Следующие факты говорят за это: если незнакомый человек подходит к клетке собаки с активно-оборонительной реакцией, у которой нет пассивно-оборонительной реакции, она будет лаять и кидаться на незнакомца. Если подошедший человек будет некоторое время спокойно стоять около такой собаки, происходит угашение ее активно-оборонительного рефлекса, но если подойти к клетке трусливой собаки и спокойно стоять около нее — угашения пассивно-оборонительной реакции не происходит.

При допущении, что у злобно-трусливой собаки протекают одновременно и самостоятельно обе оборонительные реакции, делается понятным их вышеописанное поведение.

Человек, только что подошедший к злобно-трусливой собаке (и особенно если он делает резкие движения), вызывает у нее активно-оборонительную реакцию, проявление которой затормаживает пассивно-оборонительную реакцию.

Однако как только человек останавливается и спокойно стоит около собаки, происходит угашение активно-оборонительной реакции, что приводит к проявлению, освободившейся от своего антагониста, пассивно-оборонительной реакции.

Таким образом поведение злобно-трусливой собаки хорошо можно понять как результат „наложения" одной оборонительной реакции на другую.

Но, конечно, все эти соображения являются косвенными данными и для доказательства самостоятельного существования активно- и пассивно-оборонительных реакций необходимо было провести соответствующие опыты.

Экспериментальные данные о самостоятельном существовании активно- и пассивно-оборонительных реакций

Доказать, что активно- и пассивно-оборонительные реакции поведения являются самостоятельными физиологическими процессами, можно в том случае, если удастся расчленить поведение злобно-трусливых собак на отдельные компоненты их оборонительного поведения (на активно- и пассивно-оборонительную реакции).

Для этого необходимо найти такой метод, при помощи которого в поведении этих собак устранится только одна из форм их защитной реакции, другая же останется. Если это удастся сделать, тогда можно будет говорить о том, что в основе обеих реакций поведения лежат самостоятельные физиологические процессы, которые одновременно протекают только у злобно-трусливых особей.

Пытаясь найти такой метод, я исходил из следующего: среди злобно-трусливых собак встречаются такие особи, у которых сильно развита злобность и незначительно выражена трусость. И наоборот, встречаются собаки, у которых резко выражена трусость и имеется незначительная злобность. Можно предположить, что ослабление возбудимости у этих собак ослабит выражение обоих оборонительных рефлексов. В наших предыдущих работах было показано, что при повышении возбудимости усиливается выражение активно- и пассивно-оборонительной реакции, а при ее понижении (путем тиреоидектомии) — ослабляется. Но так как в нормальном поведении этих собак один из рефлексов выражен резко, а другой незначительно, то можно предположить, что, несмотря на ослабление выражения обоих рефлексов, первый (как более резко выраженный) сохранится, а второй исчезнет. И таким образом можно будет расчленить поведение злобно-трусливых собак на отдельные компоненты их оборонительного поведения.

В качестве вещества, приводящего к угнетению, торможению нервной системы, был применен морфий. Морфий, как известно, приводит у собак к понижению их двигательной возбудимости, и можно было полагать, что он будет приводить также к ослаблению выражения оборонительных реакций.

Ориентировочные опыты показали, что инъекция морфия собаке в дозе 0.0008 — 0.004 г вызывает некоторое понижение их двигательной возбудимости, не вызывая при этом значительных побочных осложнений. Правда, через 10—15 мин. после инъекции морфия у некоторых собак происходила рвота, которая в дальнейшем совершенно прекращалась. Начало максимального снижения возбудимости отмечалось через 20—30 мин. после инъекции и держалось несколько часов.

Для учета двигательной возбудимости собак, был использован механический счетчик-шагомер. За 1 час до инъекции на собаке укреплялся шагомер, затем делалась инъекция и после начала действия морфия (через 30—40 мин.) снова вешался на 1 час шагомер и производилась соответствующая запись поведения собаки.

Прежде всего возникал вопрос о том, как влияет инъекция морфия на собак, не обладающих оборонительными реакциями поведения.

В табл. 1 приведены эти данные.

Из рассмотрения этой таблицы видно, что морфий в инъецируемых мной дозах приводил к понижению двигательной возбудимости; что же касается оборонительных реакций, то во всех случаях кроме одного, они не проявлялись. Единственная собака, у которой проявилась небольшая пассивно-оборонительная реакция после инъекции морфия, обладала и в нормальном

Таблица 1

Результаты инъекции морфия собакам без оборонительных реакций

Кличка	Пол	Порода	Вес (в кг)	До инъекции		Доза (в г)	После инъекции	
				Показатель шагомера за 1 час	Поведение		Показатель шагомера за 1 час	Поведение
Беркут . .	♂	Немецк. овчарка	24.1	600	Отсутствие оборонительных реакций	0.001	450	Отсутствие оборонительных реакций
Фирсон . .	♂	Метис	26	450	То же	То же	250	То же
Дженна . .	♀	Немецк. овчарка	26.3	1200	»	0.0015	500	Небольшое проявление пассивной оборонительной реакции
Альма . . .	♀	Южно-русск. овчарка	36.9	460	»	»	15	Отсутствие оборонительн. реакции
Аскан . . .	♂	То же	27	1700	»	»	250	»
Волчок . .	♂	Метис	32.5	500	»	»	230	»
Ангина . .	♀	Колли	17.4	1100	»	»	140	»
Треф . . .	♂	Немецк. овчарка	28.8	450	»	»	300	»
Джеамур .	♂	То же	29	400	»	»	450	»
Нуся . . .	♀	Кавказск. овчарка	24	290	»	»	150	»
Том	♂	Немецк. овчарка	34.2	То же	»	0.003	»	»

состоянии склонностью, иногда без всяких видимых причин, проявлять эту форму поведения. Таким образом у собак без оборонительных реакций, при инъекции морфия понижается только их двигательная возбудимость.

Перехожу теперь к рассмотрению опытов с влиянием морфия на собак, обладающих активно-оборонительной реакцией. В табл. 2 показаны результаты этих опытов.

Из таблицы видно, что инъекция морфия, приводя к понижению двигательной возбудимости собак приводит также к ослаблению активно-оборонительной реакции. [1]

В таблице 3 приведены данные по инъекции морфия собакам с пассивно-оборонительными реакциями.

Эта таблица показывает, что пассивно-оборонительная реакция после инъекции морфия дает совершенно иной эффект, чем активно-оборонительная реакция.

[1] Каждая собака с активно-оборонительными реакциями обладает совершенно характерным для нее способом агрессии. Есть собаки, которые при приближении к ним начинают быстро вертеться около решетки, при этом почти не лают; есть собаки, которые начинают грызть деревянные части вольера, если к ним приближается незнакомый человек, и т. д. Словом, я бы сказал, что каждая собака имеет свою характерную только для нее манеру нападать на незнакомца. После инъекции морфия эта характерная манера проявления злобности во всех случаях сохраняется, а изменяется, и обычно очень резко, только интенсивность ее выражения; все же характерные движения собаки после инъекции морфия сохраняются, но они остаются только как бы в миниатюре.

Таблица 2

Результат инъекции морфия собакам с активно-оборонительными реакциями

Кличка	Пол	Порода	вес (в кг)	До инъекции		Доза (в г)	После инъекции	
				Показатели шагомера за 1 час	Поведение		Показатели шагомера за 1 час	Поведение
Гера . . .	♀	Немецк. овчарка	198	1 700	Активно-оборон.	0.0008	115	Ослабление активно-оборонительной реакции
Дези . . .	♀	То же	20.3	1 000	То же	То же	190	То же
Диана . . .	♀	Туркменск. овчарка	23.4	300	»	0.001	200	»
Билль . . .	♂	Немецк. овчарка	23	3 400	»	0.0015	100	»
Альт . . .	♂	То же	28.2	560	»	То же	250	»
Аста . . .	♀	»	21.2	2 000	»	»	200	»
Том I . . .	♂	»	34.2	2 100	»	»	490	»
Айша . . .	♀	Туркменск. овчарка	25.8	200	»	»	50	»
Леди . . .	♀	Немецк. овчарка	20	2 000	»	0.0025	50	Исчезла активно-оборонительная реакция
Джек II . .	♂	То же	26	800	»	0.005	480	Ослабление активно-оборонительной реакции
Рольф . .	♂	»	26.6	2 600	»	0.003	480	То же
Казбек . .	♂	»	34.5	900	»	0.004	180	»

Несмотря на понижение двигательной возбудимости, у трусливых собак не произошло понижения их пассивно-оборонительной реакции. У восьми собак пассивно-оборонительная реакция оставалась без изменения, а у одной собаки („Ады“) произошло даже некоторое ее усиление.

Таким образом инъекция морфия трусливым собакам привела к совершенно неожиданному эффекту. Мы полагаем, что различное влияние морфия на трусливых и злобных собак объясняется различным „последействием“ активно- и пассивно-оборонительных реакций.

Рассмотрим как долго сохраняется после своего возникновения каждая из оборонительных реакций у собак. Ряд известных данных о пассивно- и активно-оборонительной реакции говорит за различную устойчивость и различное „последействие“ каждой из этих реакций.

Начну с активно-оборонительной реакции.

Павлов указывал на то, что эта реакция проявляется только при определенных условиях. Одно из важнейших условий — „это ограниченное, а еще лучше уединенное пространство, где находится собака со своим экспериментатором-хозяином. Как только собака выходит из этого пространства, она делается совершенно другой и по отношению к посторонним, и по отношению к хозяину. От нападательной реакции не остается и следа“.

Таким образом, из этой цитаты видно, что активно-оборонительная реакция исчезает сейчас же, как только изменились условия, в которых она проявляется. Другое дело пассивно-оборонительная реакция, которая длительно сохраняется после своего проявления.

Проявившаяся пассивно-оборонительная реакция у трусливой собаки, в результате действия на нее сильного раздражителя (переодетый человек в маске), обнаруживала „последействие" втечение 5 дней (Рикман, 1928). Ясное различие в „последействии" активно- и пассивно-оборонительной реакции у одной и той же собаки видно из работы Федорова (1928). Имевшая место у собаки пассивно-оборонительная реакция в результате действия сильного раздражителя (человек в вывороченной наизнанку шубе) имела „последействие" на условно-рефлекторную деятельность в одном случае втечение более двух дней, в другом случае — 47 минут. Проявившаяся активно-оборонительная реакция у той же собаки почти не имела никакого „последействия" на условные рефлексы этой собаки.

Таблица 3

Результаты инъекции морфия собакам с пассивно-оборонительными реакциями

Кличка	Пол	Порода	Вес (в кг)	До инъекции		Инъецируемая доза (в г)	После инъекции	
				Показатель шагомера за 1 час	Поведение		Показатель шагомера за 1 час	Поведение
Ада	♀	Немецк. овчарка	19.5	6 250	Пассивно-оборонительное	0.001	5 000	Усиление проявления пассивно-оборонительной реакции.
Акция	♀	То же	21.2	1 600	То же	То же	500	Пассивно-оборонительная реакция без изменения
Джимка	♀	„	27.9	1 300	„	0.0015	100	То же
Ара	♀	„	22.3	2 200	„	То же	1 200	„
Аста	♀	„	20	1 800	„	„	200	„
Арка	♀	„	21	950	„	„	100	„
Лиман	♂	„	24.2	2 100	„	„	750	„
Ампер	♂	„	27.6	900	„	0.004	50	„
Дина	♀	„	23.5	—	„	0.0015	—	„

Все эти данные указывают на то, что проявившиеся активно- и пассивно-оборонительные реакции оставляют весьма различный след в нервной системе. И нет ничего удивительного в том, что пассивно-оборонительная реакция не ослабевала после инъекции морфия, что наблюдалось в отношении активно-оборонительной реакции. Собака всю жизнь боящаяся людей, едва ли втечение какого-нибудь часа (если даже инъекция морфия, понизив ее возбудимость, ослабила эмоцию страха), станет в меньшей степени проявлять трусость. Слишком сильны должны быть те условно-рефлекторные связи, которые выработались на базе этого мощного рефлекса.

Что же касается до активно-оборонительной реакции, то ее влияние на поведение собак изчезнет почти одновременно с устранением причины, вызывающей эту реакцию. Инъекция морфия, приводящая к уменьшению возбудимости собаки и ослабляющая эмоцию активно-оборонительной реакции, ослабляет также и ее внешнее выражение.

Наблюдение, что морфий оказывает различное действие на активно- и пассивно-оборонительную реакцию, дало в мои руки простую методику к разрешению поставленной задачи: возможность расчленения на отдельные компоненты оборонительного поведения злобно-трусливых собак.

Если правильно предположение о том, что в основе обеих оборонительных реакций лежат автономные процессы, то инъекция морфия должна у злобно-трусливых собак приводить к ослаблению активно-оборонительной реакции, не изменяя при этом пассивно-оборонительного рефлекса. Собаки из злобно-трусливых должны делаться или просто трусливыми или, во всяком случае, на фоне сохранившейся трусости, инъекция морфия должна ослабить выражение активно-оборонительной реакции.

Проделанные опыты с инъекцией морфия злобно-трусливым собакам всецело подтвердили это.

В табл. 4 приведены эти данные.

Таблица 4

Результаты инъекции морфия злобно-трусливым собакам

Кличка	Пол	Порода	Вес (в кг)	Доза (в г)	До инъекции		После инъекции		
					Показатель шагомера за 1 час	Поведение	Показатель шагомера за 1 час	Поведение	
								Активно-оборонительное	Пассивно-оборонительное
Грей	♂	Немецк. овчарка	23.5	0.0015	950	Злобно-трусливое	300	Ослабление реакции	Без изменения
Альма	♀	То же	26.3	То же	4 000	То же	700	То же	То же
Рокс	♂	„	29	„	1 000	„	300	„	„
Джек	♂	Метис	26	„	500	„	100	„	„
Нелли	♀	Немецк. овчарка	27.9	„	1 300	„	500	Исчезла	Усиление
Аму	♀	То же	28.4	„	1 250	„	300	Ослабление	Без изменения
Аллюр	♂	„	28.2	„	2 000	„	2 000	То же	То же
Асхари	♀	„	23.9	„	700	„	600	Исчезла	„
Леди	♀	„	23	„	500	„	50	Ослабление	Усиление
Джильда	♀	„	24	0.0025	1 500	„	50	То же	Без изменения
Сильва	♀	„	25.6	0.003	1 000	„	300	„	То же

Из приведенных в табл. 4 данных видно, что инъекция морфия расчленяет поведение злобно-трусливой собаки на отдельные компоненты. Инъекция морфия приводит к ослаблению злобности, не ослабляя при этом выражения трусости.

При сравнении изменения, происшедшего в поведении злобно-трусливых особей после инъекции морфия, с их нормальным поведением, бросается в глаза, что пассивно-оборонительная реакция лишается активно-оборонительного фона. При поверхностном наблюдении за поведением злобно-трусливых собак после инъекции морфия может создаться даже впечатление, что все собаки делаются более трусливыми. Трусливая, но в то же время лающая на человека собака, производит менее трусливое впечатление, чем убегающая почти без лая собака. Но при более тщательном наблюдении становится ясным, что это впечатление усилившейся трусости создается за счет ослабившейся злобности. Если в нормальном состоянии собаку удерживала от убегания от незнакомого человека ее активно-оборонительная реакция, то инъекция морфия, устраняя последнюю, дает возможность к полному выражению пассивно-оборонительной реакции.

Приведу краткое описание поведения собак до и после инъекции морфия:

Аллюр — немецкая овчарка, самец.

Поведение в нормальном состоянии.

„При моем приближении к вольеру, в котором сидит собака, Аллюр (в то время когда я нахожусь на расстоянии 35—40 шагов от него) начинает лаять, стоя около решетки.

Подхожу к самому вольеру, собака стоит около решетки (на расстоянии 1 шага от меня) и лает; пролаяв 5—6 секунд, отходит с лаем в задний конец вольера, стоит и лает там.

Ударяю два-три раза рукой о сетку — собака подбегает с лаем к переднему концу вольера, но, добежав до решетки, уходит в кабинку (закрытое помещение). Стоит высунув голову из отверстия дверцы и рычит. Отхожу от клетки — собака с лаем выскакивает вслед за мной".

Поведение после инъекции морфия (0.0015 г)

„При моем приближении издалека к вольеру, в котором сидит собака, Аллюр молча стоит у решетки. При моем приближении к самому вольеру, собака, опустив хвост, молча уходит вглубь вольера; простояв там несколько секунд, уходит в кабинку. Ударяю два-три раза рукой о сетку — собака лает один-два раза и прячется вглубь кабинки. Отхожу от вольера — собака не выходит".

Приведу еще другой пример, в котором устранение активно-оборонительной реакции инъекцией морфия привело к усилению выражения трусости.

Нелли — немецкая овчарка, самка.

Поведение в нормальном состоянии.

„При моем приближении к вольеру, в котором сидит Нелли (в то время когда я нахожусь на расстоянии 50 шагов от него), она лает стоя у решетки. Когда я приближаюсь на расстояние 15 шагов к вольеру, собака с лаем убегает в кабинку, Стоит, выглядывая из окошечка и лает. При ударе рукой о решетку — лай усиливается; стоит щелкая зубами, но не выбегает. Отхожу от решетки на 6—7 шагов, собака выскакивает за мной с лаем и щелканием зубов. Останавливаюсь — сейчас же убегает обратно в кабинку. Отхожу — снова с лаем бежит за мной".

Поведение после инъекции морфия (0.0015 г)

„При моем приближении к вольеру собака стоит у решетки и смотрит; когда я нахожусь на расстоянии 25 шагов от вольера, собака без лая убегает в кабинку и прячется в ней. Стою около вольера — собаки не видно, так как она сидит в глубине кабинки, не лает. Вхожу в кабинку — сидит забившись в угол, ухожу — не выходит из кабинки".

Таким образом у этих собак в нормальном состоянии имеется активно- и пассивно-оборонительные реакции, причем каждая из них значительно выражена. Большая стремительность, с которой собака убегает от незнакомого человека с поджатым хвостом и прижатыми ушами, свидетельствует о наличии резко выраженной пассивно-оборонительной реакции; упорный лай с щелканием зубов и стремительное бросание собаки вслед за уходящим человеком свидетельствуют о наличии также значительной активно-оборонительной реакции. Инъекция морфия, ослабив активно-оборонительный рефлекс, дала возможность полному выражению пассивно-оборонительной реакции.

Приведенные факты свидетельствуют о том, что при помощи морфия удалось расчленить (кажущееся единым) оборонительное поведение злобно-трусливых собак на отдельные компоненты.

Опыты с инъекцией морфия злобно-трусливым собакам с большой убедительностью свидетельствуют о том, что сложное поведение этих собак обусловливается наличием двух автономных процессов, которые одновременно протекают в нервной системе собаки.

Один и тот же раздражитель (незнакомый человек) возбуждает одновременно два противоположно-направленных акта — стремление к бегству и к нападению.

Поведение злобно-трусливой собаки происходит по „взаимодействующей" двух этих процессов, каждый из которых течет по своим, присущим ему, закономерностям.

Антагонизм в проявлении и выражении активно- и пассивно-оборонительных реакций

Автономное протекание каждой из оборонительных реакций является весьма существенным для понимания оборонительного поведения собаки.

Среди собак наблюдается очень большая изменчивость в степени выражения

активно- и пассивно-оборонительной реакции. У злобно-трусливых собак (как только что было установлено) имеются самостоятельные процессы активно- и пассивно-оборонительной реакции; ввиду этого нужно ожидать, что у одной и той же собаки могут встречаться различные по своей силе комбинации этих процессов. В своем внешнем выражении активно- и пассивно-оборонительные реакции являются антагоническими реакциями (одна ведет к убеганию, другая — к нападению). Поэтому можно ожидать, что комбинация резко выраженной злобности или резко выраженной трусости со своим антагонистическим, менее резко выраженным компонентом, может привести к подавлению — полному торможению этого последнего.

В моем распоряжении имеются данные, говорящие о том, что между активно- и пассивно-оборонительными рефлексами действительно существует предполагаемый антагонизм. Приведу эти данные. В предыдущих работах мне удалось показать, что повышение общей возбудимости собаки (инъекцией кокаина или путем создания гипертиреоза) приводит к усилению выражения имеющейся у собаки активно- или пассивно-оборонительной реакции. Возникал вопрос: как будет изменяться картина оборонительного поведения злобно-трусливых собак при искусственном повышении их возбудимости?

На табл. 5 приведены эти данные.

Таблица 5

Результаты инъекции кокаина злобно-трусливым собакам

	Кличка	Пол	Порода	Поведение до инъекции	Изменение поведения после инъекции
1	Альма	♀	Немецк. овчарка	Злобно-трусливое	Без изменения
2	Нелли II	♀	То же	То же	То же
3	Рустан	♂	»	»	Усиление выражения злобности и трусливости
4	Нора	♀	»	»	То же
5	Норфа	♀	»	»	»
6	Джильда	♀	»	»	»
7	Рекс	♂	»	»	»
8	Джек	♂	Гибрид	»	»
9	Диана	♀	Немецк. овчарка	»	Усиление выражения трусости, незначительное усиление выражения злобности
10	Аллюр	♂	То же	»	Усиление выражения трусости, злобность без изменения
11	Нелли I	♀	»	»	Усиление выражения трусости и ослабление выражения злобности
12	Ефрат	♂	Гибрид	»	То же
13	Жар	♂	То же	»	Усиление выражения трусости и полное подавление проявления злобности
14	Герта	♀	Немецк. овчарка	»	То же
15	Асхори	♀	»	»	Усиление выражения злобности и ослабление выражения трусости
16	Тильда	♀	»	»	То же
17	Тайко	♂	Немецк. овчарка	»	»
18	Грей	♂	Немецк. овчарка	»	Усиление выражения злобности и почти полное подавление трусости

Как видно из этой таблицы, инъекция кокаина в дозе—0.0025 г на 1 кг веса собаки привела к весьма различному эффекту у разных собак. У одной группы собак (№№ 3—8) наблюдалось усиление выражения как активно-, так и пассивно-оборонительной реакции. У другой группы происходило усиление выражения трусости, причем это усиление трусости сопровождалось ослаблением выражения злобности (№№ 11, 12) и даже полным ее подавлением (№№ 13, 14, 15). С другой стороны, у группы собак наблюдалось обратное явление: усиление выражения злобности сопровождалось ослаблением выражения трусости (№№ 16, 17) и в одном случае при усилившейся злобности произошло почти полное подавление трусости (№ 18).

Как понять то, что в ряде случаев повышение возбудимости, приводящее к усилению выражения одной из оборонительных реакций, приводит к одновременному ослаблению и даже полному подавлению другой реакции?

Анализ случая подавления одного рефлекса другим мы находим в работе Павлова и Петровой. Возбуждая (усиливая) то пищевой, то сторожевой рефлекс (активно-оборонительный), авторам удалось наблюдать подавление возбужденным рефлексом другого рефлекса. „Два рефлекса представляют собой буквально как бы две чашки весов. Стоит увеличить количество раздражителей для одного рефлекса, т. е. как бы увеличить груз на одной чашке весов, как она начинает перевешивать, данный рефлекс подавляет другой и наоборот. Прибавляя раздражителей к этому другому, мы видим, как он берет верх над тем, т. е. теперь ему соответствующая чашка перевешивает". В нашем случае, как мне кажется, имеется явление одного и того же порядка с тем, который описан Павловым и Петровой, но есть и некоторая разница. Павлов и Петрова возбуждали, усиливали один из рефлексов и наблюдали торможение другого рефлекса. В случае же инъекции кокаина усиливаются путем повышения общей возбудимости обе реакции. Однако поскольку активно- и пассивно-оборонительные реакции являются диаметрально-противоположными по своему проявлению, то усиление выражения должно вести и к усилению их антагонизма. В тех случаях, в которых одна из оборонительных реакций злобно-трусливых собак является более „слабой", по сравнению с другой более „сильной" реакцией, усиление их выражения путем инъекции кокаина, хотя и ведет к абсолютному усилению обеих реакций, но в то же самое время и к относительному усилению одной из реакций (более „сильной") по отношению к другой (более слабой), что ведет к подавлению более слабой реакции. В тех же случаях, когда одновременно усиливаются обе реакции, перед нами имеет место как бы равенство по „силе" обеих реакций, как бы „равновесие чашек весов", и повышение возбудимости, усиливая выражение обеих реакций, уже не нарушает этого равновесия, а одновременно усиливает их выражение.

Таким образом опыты с инъекцией кокаина злобно-трусливым собакам указывают на вероятность существования антагонизма между активно- и пассивно-оборонительными реакциями и на возможность полного подавления одной оборонительной реакции другою.

На факт возможности полного подавления одной оборонительной реакции другою с большой убедительностью указывает так же один исследованный мною случай. Летом 1936 г. в питомнике, в котором я проводил свои исследования, среди других собак находилась типичная злобно-трусливая немецкая овчарка под кличкой Джерри, в поведении которой были значительно выражены оба компонента оборонительного поведения.

Приведу описание оборонительного поведения этой собаки:

Джерри — немецкая овчарка, самец (возраст 3 года). 15 VII 36 г.

„При моем приближении к клетке, в которой сидит Джерри, он стоит у решетки и вяло лает. Когда я приближаюсь (находясь на расстоянии 5 шагов от клетки) собака отбегает на 1—2 шага от решетки, но затем с лаем возвращается. Подхожу еще ближе (нахожусь на расстоянии 2—3 шагов от клетки), собака стоит около решетки и лает,

по временам убегает в кабинку (закрытое помещение), а затем снова подбегает к решетке. Подхожу к самой клетке, собака убегает в кабинку и лает оттуда; один раз выскочила с лаем из нее, но, не добежав до решетки, убежала обратно в кабинку. Спокойно, без движений, стою около решетки; через 2 мин. лай почти прекратился, изредка только собака слегка „потявкивает", выглядывая из кабинки. Отхожу от клетки, собака сейчас же выскакивает и кидается вслед за мной со злобным лаем и рычанием. Вхожу в клетку, в которой сидит собака, Джерри сейчас же убегает и забивается в угол кабины; я подзываю его — не выходит, молча стоит в углу кабины с опущенным хвостом и прижатыми ушами.

Выхожу из клетки и начинаю отходить, собака с лаем бросается за мной".

Такое поведение было весьма характерно для Джерри в тот период, когда производилось данное наблюдение.

После этого Джерри попадает в дрессировку, где его дрессируют, наряду с другими видами службы, и работе по охране. Поведение собаки резко изменилось. Совершенно исчезли всякие следы пассивно-оборонительной реакции и проявилась только резко выраженная злобность. По своему поведению Джерри стал одной из самых злобных собак питомника. Опишу его поведение.

8 II 37 г. „При моем приближении к клетке Джерри с лаем вертится около решетки. По мере приближения лай усиливается, он вертится около решетки, прыгает на нее. Подхожу к самой клетке, собака лает, прыгает на решетку. Спокойно стою около клетки — собака яростно лает. Через 3 м. 30 сек. небольшой перерыв в лае (на 2—3 сек.) через 4 м. 15 сек. перерыв в лае на 10 сек. Стою в течение 6 мин., стараясь не производить никаких движений — собака лает, но лает с перерывом в 10—12 сек. При малейшем моем движении лай усиливается, собака прыгает на решетку, пытаясь схватить меня. Приоткрываю немного дверь вольера, собака бросается на дверь, так что приходится ее сейчас же захлопнуть. Отхожу от клетки, продолжает лаять вертясь около решетки".

Из приведенного описания видно полное отсутствие у собаки пассивно-оборонительной реакции с резким выражением злобности. Возникает вопрос, что же произошло с пассивно-оборонительной реакцией, почему она исчезла? Зная все вышеизложенные факты о злобно-трусливых собаках, совершенно естественно напрашивается предположение о том, что резко выразившаяся активно-оборонительная реакция подавила фенотипическое проявление трусости.

Если это объяснение является верным, то ослабление выражения злобности должно привести к проявлению пассивно-оборонительной реакции. Таким образом надо ожидать, что инъекция этой собаке морфия, ослабив злобность, должна вызвать проявление трусости.

В тот же самый день (8 II 37 г.), когда было произведено только что приведенное наблюдение поведения этой собаки, ей был впрыснут морфий (0.0015 г). Хотя показатели двигательной возбудимости, измеряемой при помощи шагомера, и понизились, но активно-оборонительная реакция осталась совершенно без всякого изменения. Это был единственный случай из всех исследованых мной собак, когда после инъекции морфия активно-оборонительная реакция не ослабела в своем выражении. Собака после инъекции так же яростно кидалась, как и до нее. Естественно было предположить, что для подавления столь резко выраженной злобности, которая была у Джерри, инъецируемая доза была недостаточна. 11 II была произведена инъекция удвоенной дозы морфия (0.003 г). Приведу выписки из протокола:

11 II 37 г. 12 час. 55 мин. на собаке укреплен шагомер,
1 „ 55 „ шагомер снят — 650,
2 „ 30 „ произведена инъекция морфия 0.003 г,
3 „ 15 „ на собаке укреплен шагомер,
4 „ 15 „ шагомер снят — 300,
4 „ 20 „ при моем приближении к клетке Джерри стоит около решетки. Когда я нахожусь на расстоянии 20—30 шагов от него — залаял, но лает вяло. Подхожу к самой клетке, собака отбегает на несколько шагов. Стоит посреди клетки, лает несколько раз и, опустив хвост, уходит в кабинку. Стоит несколько секунд, выглядывая из нее, затем прячется вглубь. Ударяю рукой о решетку, Джерри

с лаем выскакивает из кабинки, но, не добежав до решетки, около которой я стою, убегает обратно в кабинку. Отхожу от клетки, собака с лаем выскакивает из кабинки. Подхожу снова к клетке, собака убегает в кабинку. Отхожу — собака опять выскакивает с лаем за мной".

На другой день поведение Джерри восстановилось и он снова начал проявлять только одну активно-оборонительную реакцию. Описанное поведение Джерри, после инъекции морфия поразительно напоминает то нормальное поведение, которое наблюдалось у него до поступления в дрессировку.

По моему мнению, этот случай с большой убедительностью указывает на то, что один оборонительный рефлекс может полностью подавить фенотипическое проявление другого оборонительного рефлекса.

Заключение

Проведенные мной опыты указывают на автономное физиологическое протекание каждого из оборонительных процессов; активно-и пассивно-оборонительные реакции являются самостоятельными рефлексами. Физиологические процессы, лежащие в их основе, могут одновременно протекать в нервной системе собаки. Проведенные опыты говорят также о том, что усиление выражения одной из оборонительных реакций может привести к торможению другой, причем значительное выражение одного из рефлексов полностью подавляет проявление другого рефлекса.

Антагонизм, который мне удалось наблюдать между активно-и пассивно-оборонительными реакциями является, вероятно, только одной из сторон существующего между ними взаимоотношения. Подобное явление названо Павловым — отрицательной индукцией, но, очевидно, между активно-и пассивно-оборонительными реакциями существует обратное взаимоотношение — положительная индукция, — однако в моем распоряжении пока нет достаточного материала для иллюстрации этого.

Полученные результаты, показывающие автономное существование в нервной системе собаки двух различно направленных процессов, один из которых может полностью подавить проявление другого процесса, наводит на мысль о существовании различных функциональных центров активно-и пассивно-оборонительной реакции. В понятие центра мы вкладываем то содержимое, которое вкладывал в него Павлов, допуская „функциональное объединение, посредством особенной проторенности соединений, разных отделов центральной нервной системы, для совершения определенного рефлекторного акта". У злобно-трусливых собак нужно предполагать одновременное возбуждение центров активно- и пассивно-оборонительной реакции. И тогда делается понятным, что между активно- и пассивно-оборонительными центрами должно существовать такое же взаимоотношение, какое наблюдал Павлов между сторожевым (активно-оборонительным) и пищевым центрами.

Таким образом оборонительное поведение злобно-трусливых собак идет по взаимодействующей двух противоположно направленных процессов: одного — стремления к бегству, другого — стремления к нападению, причем, чем легче возбуждается у собаки тот или другой центр, тем сильнее преобладает в ее оборонительном поведении активно- или пассивно-оборонительный компонент поведения. Повышение возбудимости, усиливая выражение как активно-так и пассивно-оборонительных реакций, может в ряде случаев привести так же и к усилению антагонизма между данными реакциями поведения, что выразится в ослаблении или даже полном подавлении одним оборонительным рефлексом другого рефлекса.

Проведенный в настоящей работе анализ взаимоотношения между активно-и пассивно-оборонительными реакциями является продолжением моей предыдущей работы по наследственному осуществлению признаков поведения у собак. В то время как в предыдущей работе (1938) метод генетического анализа

подсказал возможность самостоятельного существования активно- и пассивно-оборонительных реакций, в этой работе мне удалось, повидимому, показать, что и физиологически кажущееся единым поведение злобно-трусливых собак состоит из двух автономных процессов, — активно- и пассивно-оборонительных реакций, — взаимоотношение которых находится в тесной зависимости от общей возбудимости животного.

Научно-исследовательский институт зоологии
Московского Государственного университета

Поступило
5 V 1942

ЛИТЕРАТУРА

Иванов-Смоленский А. Г. Тр. Физиол. лабор. акад. Павлова, 4, 1 и 2, 1932.
Крушинский Л. В. Биолог. журн., 7, 4 и 5—6, 1938.
Майоров Ф. П. Тр. Физиол. лабор. акад. Павлова, 1933.
Орлов А. П. Пассивно-оборонительная реакция (трусость) и ее проявление (в рукописи).
Павлов И. П. и Петрова М. К. Сб., посвящ. К. А. Тимирязеву.
Рикман В. В. Тр. Физиол. лабор. акад. Павлова 3, 1, 1928.
Федоров Л. Н. Тр. Физиол. лабор. акад. И. П. Павлова. 2, 1, 1928.

L. V. KRUSCHINSKY. INTERRELATION BETWEEN THE ACTIVE AND PASSIVE DEFENSE REACTIONS IN DOGS

SUMMARY

1. In the present work we tried to find out whether the active defense reactions in dogs (anger) and the passive defense reactions (cowardice) represented dependent or independent physiological processes and what their interrelation was.

2. The physiological independence of the active and passive defence reactions of behaviour in dogs could be proved if we succeeded to separate this behaviour into two distinct components of the defensive attitude (active and passive defense reactions).

3. In order to separate these components of the defense behaviour the animals were subjected to morphine injections in a dose of 0.0008 — 0.004 gr.

4. Morphine injections into dogs devoid of defense reactions (11 dogs) in ten cases led to a depression of their motor excitability. One of the dogs after the injection manifested a certain amount of the passive defense reaction.

5. Morphine injections into dogs characterized by the active defense reaction (12 dogs) either weakened or totally abolished it.

6. Morphine injections into dogs of passively defensive type of reaction (9 dogs) produced no change, however in one case this reaction strengthened to some extent.

7. Morphine injections into dogs possessing active and passive defense reactions (11 dogs) changed their defensive attitude: the active defense component either weakened or disappeared altogether while the passive defense component remained.

8. Experiment with cocain injections into dogs passessing active and passive defense reactions (18 dogs) have proved that while in one group of dogs these injections increased their excitability and strenghtened simultaneous manifestation of both reactions — in another group one of the defense reactions increased at the expense of the other. On the basis of these experiments we may conclude that the passive and the active defense reactions are antagonistic.

9. Experiments with cocain injections, as well as the one performed with a dog whose training led him to strong manifestations of anger together with the disappearance of cowardice (the latter appeared again after the morphine injection as a result of the anger depression), have shown that anger and cowardice being antagonistic reactions may be wholly depressed — the one at the expense of the other.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СОЮЗА ССР
BULLETIN DE L'ACADEMIE DES SCIENCES DE L'URSS
Отделение биологич. наук № 1, 1945 Classe des sciences biologiques

Д. М. ГУСЕЙНОВ

НОВОЕ ФОСФАТНО-ОРГАНИЧЕСКОЕ УДОБРЕНИЕ ИЗ ОТХОДА НЕФТЯНОЙ ПРОМЫШЛЕННОСТИ — КИСЛОГО ГУДРОНА И ВЛИЯНИЕ ЕГО НА УРОЖАЙ СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННЫХ КУЛЬТУР

(*Представлено академиком* Д. Н. Прянишниковым)

В деле повышения урожайности сельскохозяйственных культур огромное значение имеет применение минеральных и органических удобрений.

Одним из наиболее распространенных и эффективных удобрений являются фосфорнокислые удобрения.

Для получения фосфорнокислых удобрений необходима серная кислота. Кислый гудрон, как отход нефтеперерабатывающих заводов, ежегодно получается в большом количестве и содержит от 30 до 70% серной кислоты.

Предложенный нами метод использования кислого гудрона для получения фосфорнокислых удобрений по оценкам специалистов является наиболее рациональным, так как по данному методу, наряду с использованием серной кислоты, технический процесс позволяет извлекать органическую часть кислого гудрона для выработки асфальтовых и топливных материалов и, кроме того, при этом методе не получается отбросов.

Получение фосфатно-органического удобрения на базе кислого гудрона

Для получения фосфорнокислых удобрений из кислого гудрона мы взяли обычно применяемое на суперфосфатных заводах сырье и заменили дорогостоящую серную кислоту кислым гудроном. Для проведения первоначальных опытов был взят кислый гудрон „автол 13" завода им. Сталина и смешан с фосфоритом и апатитом в различных соотношениях.

Полученные продукты содержали все органические вещества кислого гудрона; в зависимости от изменения соотношений взятых компонентов количество органических веществ — от 30 до 40%.

Органическая часть кислого гудрона является очень ценным материалом; ее можно использовать в качестве топлива или для получения асфальта, и поэтому мы разработали второй метод, по которому основная масса органических веществ при получении фосфатно-органического удобрения выделяется.

Сущность второго метода заключается в том, что берется апатит или фосфорит, кислый гудрон и растворитель в соотношениях $1 : 1\frac{1}{2} : 1\frac{1}{2}$, т. е. кислый гудрон и растворитель берутся в одинаковых количествах. В зависимости от содержания кислоты в кислом гудроне соотношение взятых продуктов меняется. Для полевых опытов нами на опытном заводе АЗНИИ были получены фосфатно-органические удобрения с содержанием 13—15% усвояемого P_2O_5. Для получения этих удобрений был применен гудрон „автол 18" с 25% содержанием серной кислоты.

В качестве растворителя были взяты газойль и крекинг-керосин. Технически работа выполнялась следующим образом: в кислотоупорном котле помещалось по 150 кг кислого гудрона и 100 кг апатита. Смесь перемешивалась втечение 15—20 мин., затем прибавлялся растворитель в количестве 150 кг и вновь производилось перемешивание втечение 20—25 мин., после чего выпускалась жидкость, а в котле оставалась твердая, горячая масса фосфатно-органического удобрения, содержащего около 14% усвояемого фосфора и около 15% органического вещества.

Опыты в полузаводских условиях показали, что в качестве растворителя можно использовать газойль, керосин и крекинг-керосин. Установлено, что по данному способу 60—70% органических веществ кислого гудрона выделяются с растворителем. Растворитель с органической частью (после получения удобрения) подвергался перегонке и вторично употреблялся в качестве растворителя, а остаток в перегонном кубе использовался в качестве топлива наподобие мазута.

Необходимо отметить, что получение фосфатно-органического удобрения с помощью кислого гудрона в Баку вполне реально и экономически целесообразно, поскольку в Кара-тау имеется высокосортный фосфорит, не требующий обогащения.

Существует мнение, что нефтепродукты отрицательно влияют на рост растения и на развитие корневой системы, но однако этот вопрос пока детально никем не изучен.

Для выяснения действия фосфатно-органического удобрения, содержащего 15% органических веществ, на развитие корневой системы и на рост растения были проведены следующие опыты:

1) Посеяны семена хлопка, пшеницы, ячменя, гороха в кристаллизаторах с 0.5 кг почвы, смешанной с 10 г фосфатно-органического удобрения; всхожесть семян оказалась равной 100%.

2) Было внесено по 50 г фосфатно-органического удобрения на каждый экземпляр капустной рассады; оказалось, что это удобрение (в таких больших количествах) не только не влияет отрицательно на рост капусты и на развитие корневой системы, а наоборот увеличивает урожай.

3) Вносилось фосфатно-органическое удобрение внутрь клубня картофеля. Для этого с помощью пробкореза из клубня вынималась мякоть картофеля весом 5—10 г и освободившееся место заполнялось фосфатно-органическим удобрением с последующей заливкой отверстия парафином. Посаженные картофельные клубни, „начиненные" таким образом фосфатно-органическим удобрением, дали своевременные всходы. Растения из этих клубней в период вегетации развивались нормально, причем часть корней картофеля прошла через отверстие, закупоренное парафином, и развивалась в той части клубня, где было помещено фосфатно-органическое удобрение.

4) Проводилось нами вместе с сотрудниками Азсетзаря приклеивание фосфатно-органического удобрения к семенам пшеницы с помощью клейстера, приготовленного из муки, и отмечено увеличение урожая озимой пшеницы.

Всё вышеуказанные опыты показывают таким образом, что фосфатно-органическое удобрение, содержащее органические вещества нефтяного происхождения, отрицательно не влияют на рост корневой системы и на развитие растений.

Влияние фосфатно-органического удобрения на урожай сельскохозяйственных культур в вегетационных условиях

Для окончательного суждения о целесообразности получения фосфатно-органического удобрения из кислого гудрона необходимо было проверить его действие на рост и урожай сельскохозяйственных культур.

После ориентировочных лабораторных исследований были проведены вегетационные опыты. Влияние фосфатно-органического удобрения на урожай

хлопка, овса и картофеля изучалось в основных типах почв Азербайджана. В опытах действие фосфатно-органического удобрения сравнивалось с действием обычного заводского суперфосфата. Вегетационный опыт с почвой, взятой из района Самур-Дивичинского канала, проводился в 1942 г., а в 1943 г. было изучено последействие внесенных удобрений на урожай овса (табл. 1). Азот в виде сульфата аммония и P_2O_5 ввиде суперфосфата (18% P_2O_5) и фосфатно-органического удобрения (10% P_2O_5) вносились из расчета 0.5 г N и P_2O_5 на сосуд. В каждый сосуд помещалось 0.5 кг почвы. Повторность опыта трехкратная.

Таблица 1

Действие и последействие фосфатно-органического удобрения на урожай овса в почве района Самур-Дивичинского канала (урожай в г на сосуд)

Схема опыта	Действие (1942 г.)				Последействие (1943 г.)			
	урожай соломы	изменение (в %)	урожай зерна	изменение (в %)	урожай соломы	изменение (в %)	урожай зерна	изменение (в %)
Контроль	3.2	100	0.2	100	4.1	100	2.4	100
P_c	8.7	271	2,3	1150	5.6	136	3.0	125
$P_г$	7.4	271	1.8	900	4.7	115	2.9	120
N_c	5.1	159	0.8	400	3.8	93	1.8	75
N_cP_c	10,9	327	3.6	1800	7.9	192	4.0	166
$N_cP_г$	11.9	371	3,9	1850	7.8	190	4.3	179

Обозначения: P_c — суперфосфат, $P_г$ — фосфатно-органические удобрения, N_c — азотистые удобрения.

Как видно из данных, приведенных в табл. 1, фосфатно-органическое удобрение как на неудобренной почве, так и на фоне азотистых удобрений дает почти такое же увеличение урожая зерна и соломы овса, как и обычный заводской суперфосфат.

В 1941 г. было изучено в вегетационных условиях влияние фосфатно-органического удобрения на урожай хлопчатника в светлокаштановой почве, взятой из Кировабадского района. В 1942 г. было изучено последействие вносимых удобрений.

В опыте азот и фосфор вносились из расчета по 0.3 г на 1 кг почвы. В сосуд помещалось 10 кг почвы. Повторность опыта — трехкратная (табл. 2).

Таблица 2

Действие и последействие фосфатно-органического, а также и других удобрений на урожай хлопчатника в светлокаштановой почве, взятой из Кировабадского района (урожай в г на сосуд)

Схема опыта	Действие (1941 г.)				Последействие (1942 г.)			
	вес стебля + створки	изменение (в %)	вес хлопка-сырца	изменение (в %)	вес стебля + створки	изменение (в %)	вес хлопка-сырца	изменение (в %)
Контроль	9.70	100	3.26	100	12.7	100	6.2	100
P_c	10.93	112	5.19	159	10.7	84	6.6	106
$P_г$	13.80	142	6,85	210	12.9	100	6.1	100
N_c	19.60	200	9.10	311	19.7	155	9.2	148
N_cP_c	23.53	242	21.97	673	19.3	152	10.4	168
$N_cP_г$	29.87	300	20.49	628	25.8	200	14.3	230

Как видно из приведенных данных, в первый год урожай хлопка-сырца от внесения фосфатно-органического удобрения сильно повышается. Фосфатно-органическое удобрение как на неудобренной почве, так и на фоне азотистого удобрения увеличило урожай хлопка-сырца даже больше, чем обычный заводской суперфосфат.

Полученные на второй год результаты показывают, что один суперфосфат, как и фосфатно-органическое удобрение на неудобренной почве почти никакого эффекта не давали. Наоборот, на фоне азота эти удобрения увеличили урожай хлопка-сырца на 68 и 130%. Как видим, фосфатно-органическое удобрение увеличило урожай больше, чем обычный суперфосфат.

В 1942 г. был проведен вегетационный опыт для выяснения влияния фосфатно-органического удобрения на урожай хлопчатника в почве, взятой с Апшерона. Азот в виде сернокислого аммония и фосфор в виде фосфатно-органического удобрения и суперфосфата вносились каждый из расчета 2.4 г на сосуд (0.1 г на 1 кг почвы) (табл. 3).

Таблица 3

Влияние фосфатно-органического удобрения на урожай хлопчатника и на вынос фосфора и азота урожаем (урожай в г на сосуд)

Схема опыта	Урожай хлопка-сырца	Изменение (в %)	Урожай стебля + створки	Изменение (в %)	Общий вынос P_2O_5 урожаем на сосуд (в мг)	Общий вынос азота урожаем на сосуд (в мг)	Количество водорастворимой P_2O_5 на 1 кг (в мг)	Количество P_2O_5 по щелочному методу на 1 кг (в мг)
Контроль .	16.0	100	27.9	100	279	621	1.5	47
$P_г$	20.9	130	29.9	107	449	736	2.5	52
N_cP_c . . .	23.5	144	52.5	188	373	1166	3.0	61
$N_cP_г$ . . .	30.4	190	60.4	216	481	1374	3.2	59

После уборки урожая из сосудов были взяты почвенные образцы для определения водорастворимого и усвояемого фосфора. Полученные результаты анализов почвы приведены в табл. 3.

В вегетационных условиях в 1942 г проводился опыт, выясняющий действие фосфатно-органического удобрения на урожай летней посадки картофеля в тяжелой почве, взятой из района Самур-Дивичинского канала. Повторность опыта трехкратная. В каждый сосуд помещалось 6 кг почвы. Азот и фосфор были внесены из расчета 1 г действующего начала на сосуд (табл. 4).

Таблица

Действие фосфатно-органического и других удобрений на урожай летней посадки картофеля в почве, взятой из района Самур-Дивичинского канала

Схема опыта	Урожай клубней на сосуд (в г)	Изменение (в %)	Вынос P_2O_5 на сосуд (в мг)	Водорастворимая P_2O_5 на 1 кг почвы (в мг)	Количество P_2O_5 на 1 кг почвы по щелочному методу (в мг)
Контроль .	18.8	100	29.4	0.9	20
P_c	23.3	177	53.7	4.5	56
$P_г$	40.3	214	71.9	4.4	67
N_c	15.4	82	44.2	0.8	17
N_cP_c . . .	73.9	392	84.0	4.0	53
$N_cP_г$ . . .	67.7	360	87.1	4.5	63

Как видно из приведенных данных, урожай картофеля, как на неудобренной почве, так и на фоне азотистого удобрения с внесением фосфатно-органического удобрения сильно возрастает. Необходимо отметить, что урожай во всех вариантах был очень незначительным. Но, однако, данный опыт представляет интерес в отношении выяснения доступности фосфора из различных источников и превращения его в почвах. Как видно из табл. 4, вынос фосфора, а также количество усвояемого фосфора в почве в вариантах с фосфатно-органическим удобрением выше, чем в вариантах с суперфосфатом.

Анализы растительных проб показали, что коэффициент использования растением фосфора из фосфорно-органического удобрения выше, чем из обычного заводского суперфосфата, и анализы почвенных образцов, взятых из сосудов после уборки урожая, показали, что в различных почвах в вариантах с фосфатно-органическим удобрением количество усвояемого фосфора значительно больше, чем в вариантах с обычным суперфосфатом.

На основании многочисленных вегетационных опытов, проведенных в 1941, 1942 и 1943 гг. надо считать, что новое фосфатно-органическое удобрение действует положительно на урожай сельскохозяйственных культур на основных типах почв Азербайджана.

Влияние фосфатно-органического удобрения на урожай сельскохозяйственных культур в полевых условиях

Убедившись в положительном действии фосфатно-органического удобрения на урожай в вегетационных условиях, в различных районах Азербайджана были проведены полевые опыты для выяснения действия нового удобрения на урожай различных сельскохозяйственных культур.

В табл. 5 приведены результаты опыта, проведенного в 1942 г. в Уджарском районе Азербайджанской ССР (в колхозе им. Азизбекова).

Повторность полевого опыта шестикратная. Площадь делянки 50 м². Удобрения вносились в период вегетации между рядами в борозде (когда хлопчатник имел 10—15 см роста) в виде фосфатно-органического удобрения, суперфосфата и сульфата аммония, из расчета по 60 кг азота и фосфора на 1 га.

Таблица 5

Влияние фосфатно-органического и других удобрений на урожай хлопка-сырца на сероземной почве в полевых условиях

Схема опыта	Урожай хлопка-сырца на 50 м² (в кг)							Урожай хлопка-сырца (в ц/га)	Изменение (в %)
	I	II	III	IV	V	VI	среднее из 6 повторений		
Контроль	6.3	7.8	6.3	6.2	6.7	7.5	6.8	13.6	100
P_c	11.1	12.0	11.6	10.7	12.7	9.8	11.3	22.6	166
$P_г$	13.5	13.0	11.5	9.4	12.2	11.0	11.8	23.6	173
N_c	9.0	8.0	9.5	8.6	9.3	10.2	9.1	18.2	134
N_cP_c	11.5	10.3	11.5	9.5	12.4	11.9	11.2	22.4	165
$N_cP_г$	16.2	14.2	13.1	14.7	16.4	14.1	14.8	29.6	217

Как видно из данных, приведенных в табл. 5, в полевых условиях, как на неудобренной почве, так и на фоне азотистого удобрения с внесением фосфатно-органического удобрения урожай хлопка-сырца увеличился больше,

чем от внесения обычного заводского суперфосфата. От внесения фосфатно-органического удобрения на неудобренной почве и на фоне азотистого удобрения урожай хлопка-сырца увеличился соответственно на 73 и 117%, тогда как от внесения суперфосфата — на 66—65%.

На основании фенологических наблюдений, проведенных в период вегетации, надо отметить, что в вариантах, где были внесены фосфатно-органические удобрения и суперфосфат, количество коробочек было значительно большим, чем в варианте, где был внесен азот, а рост растения — наоборот: в варианте с азотом значительно выше, чем в варианте с фосфатно-органическим удобрением и суперфосфатом. Количество коробочек и рост растений в контрольных делянках был значительно меньше и ниже, чем растений в вариантах с различными удобрениями.

В 1941 г. в целях выяснения эффективности фосфатно-органического удобрения также был проведен полевой опыт на зональной опытной станции в Уджарах.

Удобрения вносились между рядами после появления всходов. Почва тяжелая, солонцеватая. Повторность опыта трехкратная. Площадь делянки 100 м². Фосфор в виде фосфатно-органического удобрения и суперфосфата вносился из расчета 60 кг/га.

В данном опыте фосфатно-органическое удобрение увеличило урожай хлопка-сырца на 38% (или же на 3.3 ц/га), а суперфосфат на 24% (или же на 2.03 ц/га) при урожае в контроле 8.5 ц/га.

В 1941 г., в целях выяснения действия фосфатно-органического, а также и других удобрений на урожай озимой пшеницы в вышеуказанном районе, был проведен полевой опыт. Повторность опыта четырехкратная. Площадь делянок 50 м². Удобрения в виде сульфата аммония ($N = 21\%$), суперфосфата ($P_2O_5 = 18\%$) и фосфатно-органического удобрения ($P_2O_5 = 12\%$) вносились перед посевом. Азот вносился из расчета 30, а фосфор из расчета 30 и 60 кг/га.

Полученные данные приведены в табл. 6.

Таблица 6

Влияние фосфатно-органического, а также других удобрений на урожай озимой пшеницы в полярных условиях

Схема опыта	Урожай зерна на 50 м² (в кг)					Урожай зерна (в ц/га)	Изменение (в %)
	I	II	III	IV	среднее из 4 повторн.		
Контроль	4.1	6.0	6.7	5.5	5.6	11.2	100
P_c (30 кг/га) . .	—	9.0	10.0	11.8	10.3	20.6	175
P_c (60 кг/га) . .	6.9	10.6	7.4	9.7	8.6	17.2	153
$P_г$ (30 кг/га) . .	8.9	15.2	16.4	12.4	13.2	26.4	236
$P_г$ (60 кг/га) . .	—	11.4	12.0	10.7	11.3	22.6	200
N_c (30 кг/га) . . .	5.0	8.0	9.0	6.6	7.1	14.2	126
N_cP_c (30—60 кг/га)	8.0	10.1	13.5	10.7	10.6	21.2	189
$N_cP_г$ (30—60 кг/га)	10.3	15.4	17.3	12.0	13.7	27.4	244

Как видно из приведенных данных, от внесения фосфатно-органического удобрения урожай зерна как на неудобренной почве, так и на фоне азотистого удобрения увеличивается больше, чем от внесения обычного заводского суперфосфата.

От внесения фосфора ввиде фосфатно-органического удобрения на неудобренной почве урожай зерна увеличился на 135 и 100%, тогда как суперфосфат увеличил урожай зерна на 75 и 53%.

Надо отметить, что урожай соломы от внесения различных удобрений также возрастает. Однако урожай соломы в вариантах с азотом увеличивается значительно больше, чем в вариантах с суперфосфатом и фосфатно-органическим удобрением. Увеличение урожая соломы в различных вариантах колеблется от 47 до 115% по сравнению с контрольным.

От внесения азота из расчета 30 кг/га урожай соломы увеличился на 101%, а зерна — на 26%; с внесением же фосфора, из расчета 30 кг/га в виде фосфатно-органического удобрения и суперфосфата, урожай соломы увеличился на 47 и 56%, а урожай зерна — на 136 и 75% по сравнению с контрольным.

Наблюдения над ростом растений в период вегетации показали, что растения в контрольных делянках все время по росту отставали по сравнению с растениями других вариантов.

В 1941 г. в Уджарах в селении Казян, в колхозе им. Комсомола, на тяжелой сероземной почве было изучено влияние нового удобрения на урожай картофеля летней посадки (табл. 7). Фосфор вносился из расчета 90 кг/га, а азот — из расчета 60 кг/га. Повторность опыта трехкратная. Площадь делянки 100 м². Сорт картофеля „Лорх".

Таблица 7

Влияние фосфатно-органического удобрения на урожай летней посадки картофеля в тяжелой сероземной почве

Схема опыта	Урожай (в т/га)	Изменение (в %)
Контроль	3.43	100
P_c	4.69	136
$P_г$	5.78	168
N_c	5.76	167
N_cP_c	6.40	185
$N_cP_г$	6.36	185

Как видно из данных, приведенных в табл. 7, на тяжелой сероземной неудобренной почве от внесения фосфатно-органического удобрения и суперфосфата урожай картофеля летней посадки увеличивается соответственно на 68 и 36%, а от внесения этих же удобрений на фоне азотистого удобрения урожай увеличивается на 85 и 36%.

В 1941 г. в четырех районах Азербайджана Отдел агрохимии Института почвоведения и агрохимии АЗФАН проводил опыты по вопросу изучения действия фосфатно-органического удобрения из кислого гудрона, а также и других удобрений на урожай озимой пшеницы.

Таблица 8

Влияние фосфатно-органического удобрения, а также и других удобрений на урожай зерна озимой пшеницы на основных почвах Азербайджана

Схема опыта	Шамхор (каштановая)		Сабирабад (сероземная почва)		Дивичи (тугайные почвы)		Уджары (сероземная почва)	
	Зерно (в ц/га)	Изменение (в %)	Зерно (в ц/га)	Изменение (в %)	Зерно (в ц/га)	Изменение (в %)	Зерно (в ц/га)	Изменение (в %)
Контроль	8.6	100	26.1	100	5.6	100	22.0	100
P_c (60 кг/га)	12.2	141	33.4	128	8.6	152	—	—
P_c (90 кг/га)	12.2	141	32.3	124	8.1	143	—	—
$P_г$ (60 кг/га)	11.0	128	33.0	126	7.5	133	32.5	143
$P_г$ (90 кг/га)	11.8	137	36.0	138	9.0	159	36.8	167
N_c (30 кг/га)	11.0	128	35.0	134	6.5	—	—	—
P_c (30 кг/га) + P_c (60 кг/га)	12.6	146	36.9	141	—	—	—	—
N_c (30 кг/га) + $P_г$ (60 кг/га)	13.3	155	35.7	137	—	—	—	—

Полевые опыты были проведены в Шамхоре (колхоз им. Клары Цеткин), в Сабирабадском районе (колхоз им. Ленина), в Дивичах (колхоз им. 8 марта) и в Уджарском районе в селении Чалли.

Площадь опытных делянок 90 м². Повторность опытов — пятикратная.

Результаты опытов приводятся в табл 8.

Как видно из этих данных, с внесением фосфора в виде фосфатно-органического удобрения, полученного из кислого гудрона, в количестве 60 и 90 кг на 1 га, урожай зерна пшеницы на различных почвах Азербайджана увеличивается от 26 до 67%, а с внесением фосфора в указанных количествах в виде обычного суперфосфата урожай зерна повышается от 24 до 52%. Как видим, фосфатно-органическое удобрение по эффективности не уступает заводскому суперфосфату.

В приведенной табл. 8 не показан урожай соломы, но следует отметить, что урожай зерна от внесения вышеуказанных удобрений увеличивается значительно больше, чем урожай соломы.

Следует добавить, что получаемые по нашему опыту с помощью кислого гудрона фосфатно-органические удобрения, примененные в качестве сухого протравителя, являются хорошим заменителем формалина в борьбе с твердой головней пшеницы.

Выводы

На основании приведенных лабораторных, вегетационных и полевых опытов надо заключить, что с внесением фосфорно-органического удобрения, полученного из кислого гудрона, урожай сельскохозяйственных культур в основных типах почв Азербайджана увеличивается, причем в большинстве случаев больше, чем от внесения обычного заводского суперфосфата.

Азербайджанский
филиал Академии Наук СССР

Поступило
29 · X · 1943

ЛИТЕРАТУРА

1. Гусейнов Д. М. Известия АзФАН, 3, 1942.
2. Гусейнов Д. М. Известия АзФАН, 1, 1943.
3. Гусейнов Д. М. Известия АзФАН, 4, 1944.
4. Гусейнов Д. М. Органо-минеральные удобрения из отхода нефтяной промышленности, АзФАН (печатается).

D. M. GUSSEINOV NEW ORGANIC PHOSPHATE FERTILIZER FROM THE WASTE PRODUCT OF THE NAPHTA INDUSTRY

SUMMARY

Great quantities of phosphate fertilizers are required yearly for the farm agriculture. In order to obtain them sulphuric acid is needed. Naphta rectifying works produce yearly large amounts of a waste product, namely acid goudron, containing from 25 to 70% of strong sulphuric acid.

For a number of years acid goudron accumulated and is accumulating still in the works, encumbering the premises and interfering with the work of the naphta industry, no rational methods being as yet at hand for its utilization.

The purpose of the author was to obtain fertilizers from the expensive sulphuric acid contained in the acid goudron and to utilize at the same time its organic part as fuel.

In the first part of the present work methods of obtaining phosphate fertilizers and fuel are discussed.

The second, fundamental part of the work, deals with the influence of new fertilizers obtained from the acid goudron on the yield of the farm crops in various soils of Azerbaydjan, as well as under the laboratory, vegetational and

ield conditions. At the same time the question of the assimilation by the plant of phosphorus out the new fertilizers is enlightened.

Application of the phosphate organic fertilizer obtained from the acid goudron is considered in connection with its use against the wheat parasite *Tilletia tritici*.

The following points are emphasized.

1) The results of numerous vegetational and field experiments show that introduction of the organic phosphate fertilizers obtained from the acid goudron increases the yield of the farm crops in different soils; in many instances this increase is more marked in case of the new fertilizers, as compared with the commercial superphosphate obtained by usual commercial methods.

2) Chemical analysis of plant samples has shown that the assimilation by the plants of phosphorus out of the organic phosphate fertilizers is higher than out of the commercial superphosphate.

3) In addition to the above the utilization of the acid goudron will allow to use yearly, in Baku only, about sixty thousand tons of expensive strong sulphuric acid up to the present wasted. Ample realization of this measure will provide the farming of Azerbaydjan and of the neighbourly republics with the deficient phosphate fertilizer and at the same time will enable the naphta rectifying works to dispense with the interfering waste product.

Many scores of tons of this fertilizer are prepared and used for various farm cultures. Construction of an experimental plant with a daily capacity of ten tons is now being completed.

From the point of view of utilization of acid goudron the method of obtaining an organo-mineral fertilizer is the most profitable one, the more so that no waste products are obtained in the process and that the need in the featilizers of the Trans-Caucasian republics is very great indeed.

9

Подписано к печати 31 V 1945 г. Печ. л. 6¼
Уч.-авт. л. 10¾. М01710 Тираж 2000 Заказ № 802

4-я типография им. Евг. Соколовой треста «Полиграфкнига» ОГИЗа
при СНК РСФСР, Ленинград, Измайловский пр., 29.

Цена 9 руб.